BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

54

N° 382 MAI-JUIN 1976

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéros**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 382, mai-juin 1976, Sciences de la Terre 54

Microstructure des coquilles de Céphalopodes.
I. *Spirula spirula* L. (Dibranchiata, Decapoda)

par Yannicke Dauphin *

Résumé. — La paroi externe de la coquille de la spirule comporte deux couches semi-prismatiques, dont l'une — externe — est secondaire. Les cloisons sont formées de trois couches : sphérulitique-prismatique, nacrée et semi-prismatique. Les cols septaux possèdent une couche nacrée et une couche semi-prismatique, les anneaux connectifs la seule couche sphérulitique prismatique. Dans l'ensemble, la coquille est plus évoluée et montre un stade de réduction beaucoup plus avancé que celle du nautile. Elle est composée principalement d'aragonite, mais contient des traces de phosphore (apatite).

Abstract. — The external shell wall in *Spirula* consists of two semi-prismatic layers, internal and external, the later secondary. Septa are made up of spherulitic prismatic, nacreous and semi-prismatic layers. Septal necks are composed of nacreous and semi-prismatic layers, whereas connecting rings consist solely of the spherulitic prismatic layer. This shell is at a more advanced stage of reduction than the shell of *Nautilus*.
It is composed of aragonite, with some phosphorus (apatite).

SOMMAIRE

* *Laboratoire de paléontologie des invertébrés, T 24, E3, Université Pierre et Marie Curie, 4, place Jussieu, 75230 Paris cedex 05, et Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

L'étude des caractères microstructuraux des Céphalopodes fossiles est d'un abord difficile, la diagenèse ayant généralement provoqué des modifications structurales et minéralogiques irrémédiables. Dans les cas les plus favorables quelques îlots de coquille ont été préservés, mais les données fournies sont incomplètes et ne peuvent suffire à une interprétation. Cet état de chose est d'autant plus regrettable que la connaissance des microstructures des tests de Mollusques est un facteur favorable à la compréhension de divers mécanismes et à la résolution de divers problèmes.

Ainsi, chez les Bivalves et les Gastéropodes, l'architecture de la coquille a permis de définir de nouveaux caractères systématiques qui complètent heureusement les diagnoses classiques. A partir de ces mêmes données, J. D. Taylor (1973) a proposé une esquisse phylogénétique des Bivalves, voisine des essais antérieurs plus classiques. S. W. Wise (1969, 1970) a démontré que la nacre des Bivalves était différente de celles des Gastéropodes et des Céphalopodes, et que des débris organiques de très petite taille (5 μ environ) peuvent être attribués à un groupe systématique (famille, parfois genre) si les caractères originaux ont été préservés. De même, la conchyoline varie en poids et en composition chimique selon les espèces, et pour une espèce donnée, selon la couche du test.

Pour de nombreux chercheurs, les caractères liés à la composition minérale et microstructurale de la coquille ont une origine génétique. Cependant, H. A. Lowenstam (1954), à la suite d'expériences effectuées sur des *Mytilus* actuels, conclut que les facteurs écologiques ont une influence primordiale sur ces caractères. Les coquilles qui se développent en eaux chaudes sont entièrement aragonitiques ; la proportion de calcite augmente lorsque la température diminue. En outre, une faible salinité favorise la présence d'aragonite.

Les observations de R. M. Barker (1965) et de K. Wada (1972) appuient les expériences de H. A. Lowenstam. Selon ces auteurs, les cristaux de nacre sont petits et ronds pendant les périodes de croissance rapide, grands et à contour euhédral pendant les périodes à croissance ralentie. En hiver, aucun cristal n'est formé et les cristaux anciens sont corrodés.

M. Petitjean (1965) suggère que l'origine génétique de ces caractères n'exclut pas des variations liées au milieu, variations plus étroites toutefois que celles admises par H. A. Lowenstam.

Alors que depuis longtemps on a reconnu que l'écologie des ammonites était très diversifiée, ces organismes ne sont généralement pas utilisés dans les reconstitutions. L'étude détaillée de l'organisation microstructurale des coquilles pourra peut-être apporter des renseignements nombreux sur les anciens biotopes.

La microstructure du test des Mollusques a une influence certaine sur leur mode de vie. Ainsi, la division en loges et la présence d'un canal siphonal chez les Céphalopodes impliquent l'élaboration de types d'enroulement ou de dépôts internes supplémentaires afin que l'animal vive « horizontalement ». L'absence de compensation à la légèreté de la coquille chez la spirule fait que celle-ci vit la tête tournée vers le bas. La répartition verticale dans les océans est plus ou moins conditionnée par la présence de certaines couches

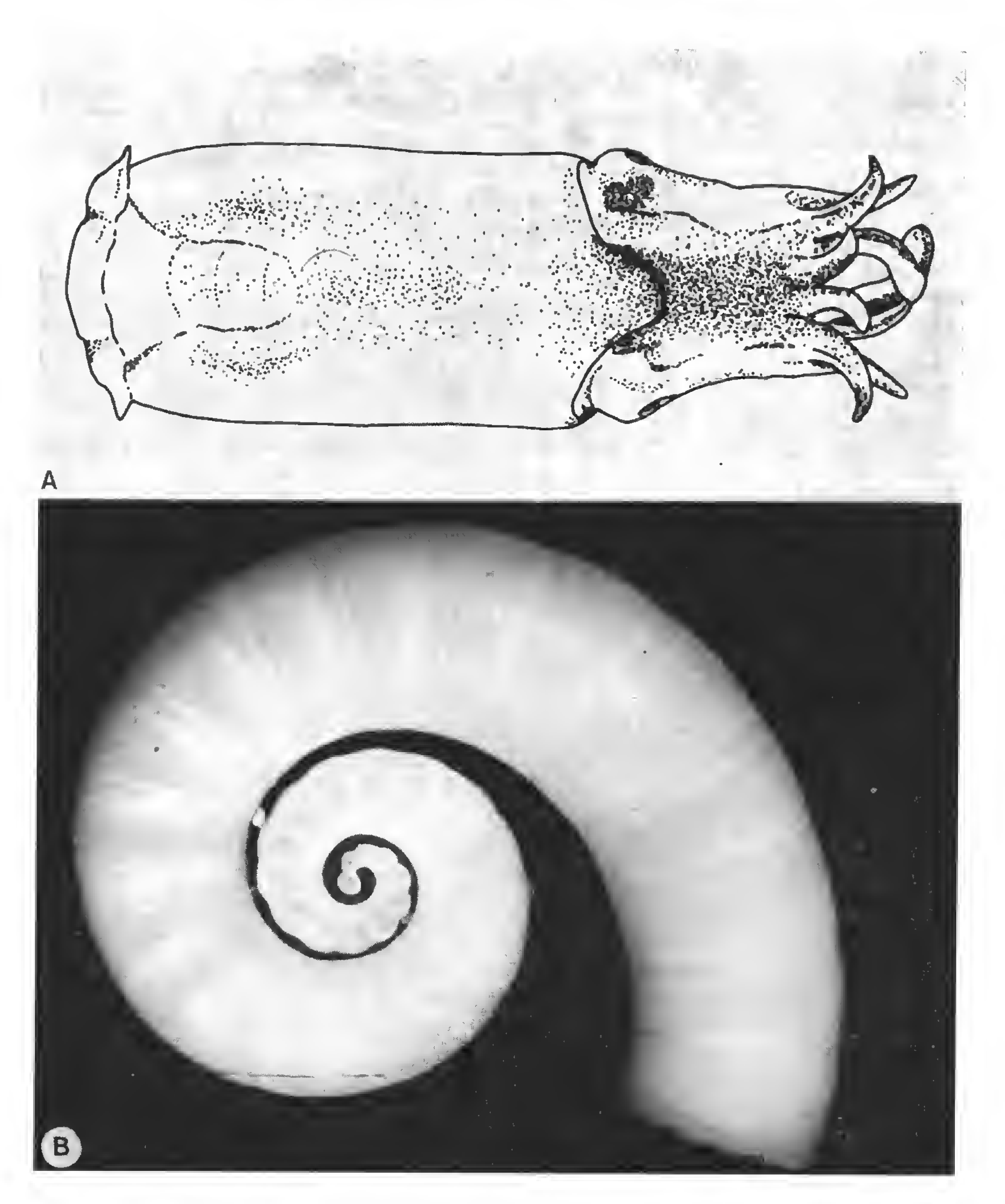


Fig. 1. — *Spirula spirula* L. : A, face antérieure d'un individu adulte ; B, vue latérale d'une coquille d'un individu adulte.

résistantes. Ainsi, A. F. Bruun admettait que le test était poreux et assurait les échanges gazeux nécessaires à la régulation de la pression interne pendant les migrations verticales. H. Mutvei (1964) ayant montré que le test était imperméable, des explications différentes ont dû être proposées pour ce mécanisme (E. J. Denton, J. B. Gilpin-Brown, J. V. Howarth, 1967).

Enfin, la microstructure est partiellement responsable de la distribution *post mortem* des coquilles de Céphalopodes. Certains tests très fins seront corrodés précocement par l'eau de mer et les perforations entraîneront leur chute vers le fond. Ces attaques seront différentes selon les couches en présence et influenceront l'aire de répartition des coquilles.

La spirule et le nautile sont actuellement les seuls représentants des Céphalopodes à posséder une coquille enroulée, interne chez la spirule, externe chez le nautile. Les problèmes de diagenèse n'existant pratiquement pas sur les coquilles actuelles, il a paru préférable d'étudier les cas simples et d'élargir ensuite les observations aux tissus calcifiés fossiles des divers groupes de Céphalopodes.

Rappelons que :

— La Spirule est l'un des plus petits Céphalopodes actuels, puisque sa taille dépasse rarement 4 cm, sans les tentacules. Son corps est massif et ovoïde, la tête entourée de huit bras et de deux tentacules de 4 cm environ. En position normale, ceux-ci pendent vers le bas. Au sommet du corps (extrémité postérieure), deux petites nageoires aident à la stabilisation. On note également la présence d'un organe luminescent.

— La coquille est complètement incluse sur l'animal vivant, et se voit par transparence à travers le manteau. Divisée en une trentaine de loges, sa taille atteint 3 cm. Elle ne comporte pas de chambre d'habitation, étant interne, et cette absence provoque des incertitudes quant à l'état des coquilles récoltées : il est difficile d'affirmer qu'une coquille est vraiment complète.

— Le genre *Spirula* (sous-ordre des Sepioidea, famille des Spirulidae, Piveteau, t. II, 1952) est représenté par une seule espèce : *Spirula spirula* Linné, que l'on trouve dans les zones tropicales et subtropicales de l'Atlantique, du Pacifique et de l'océan Indien. Son existence à l'état fossile n'est pas certaine.

Les photographies ont été effectuées au microscope électronique à balayage du Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés, Université Pierre et Marie Curie.
Les radiographies ont été effectuées au Laboratoire de Paléontologie, Université Paris-Sud.

Matériel et méthodes

Seules des coquilles sèches ont été utilisées. Certaines proviennent des riches collections de l'École des Mines, et du Laboratoire de Malacologie du Muséum national d'Histoire naturelle ; aucune localisation géographique n'était mentionnée sur les spécimens de collection. Les plus nombreuses ont été récoltées en Nouvelle Calédonie. Les circonstances exactes de leur échouage seront relatées ultérieurement.

Des lames minces ont été observées en microscopie photonique, ainsi que des sections polies transparentes. Il est ensuite possible d'utiliser ces préparations en microscopie élec-

tronique à balayage (M.E.B.), traitées ou non. Le procédé le plus fructueux est le plus simple : les éclats de coquille, faciles à orienter grâce à la morphologie du test, donnent les meilleurs résultats. L'action de l'eau oxygénée ou de l'eau de Javel élimine partiellement la matière organique, alors que l'acide chlorhydrique met en évidence la conchyoline. La disparition des composants organiques est souvent nécessaire pour identifier les fines structures de la nacre. L'usage des ultra-sons a été évité chaque fois que cela était possible, car ils provoquent des artéfacts parfois difficilement reconnaissables.

Le plus souvent, les fragments ont été observés simplement sur des cassures fraîches. En effet, nous avons pu constater que les traitements nécessaires à la confection de lames minces ou de sections polies perturbaient les structures à des degrés divers.

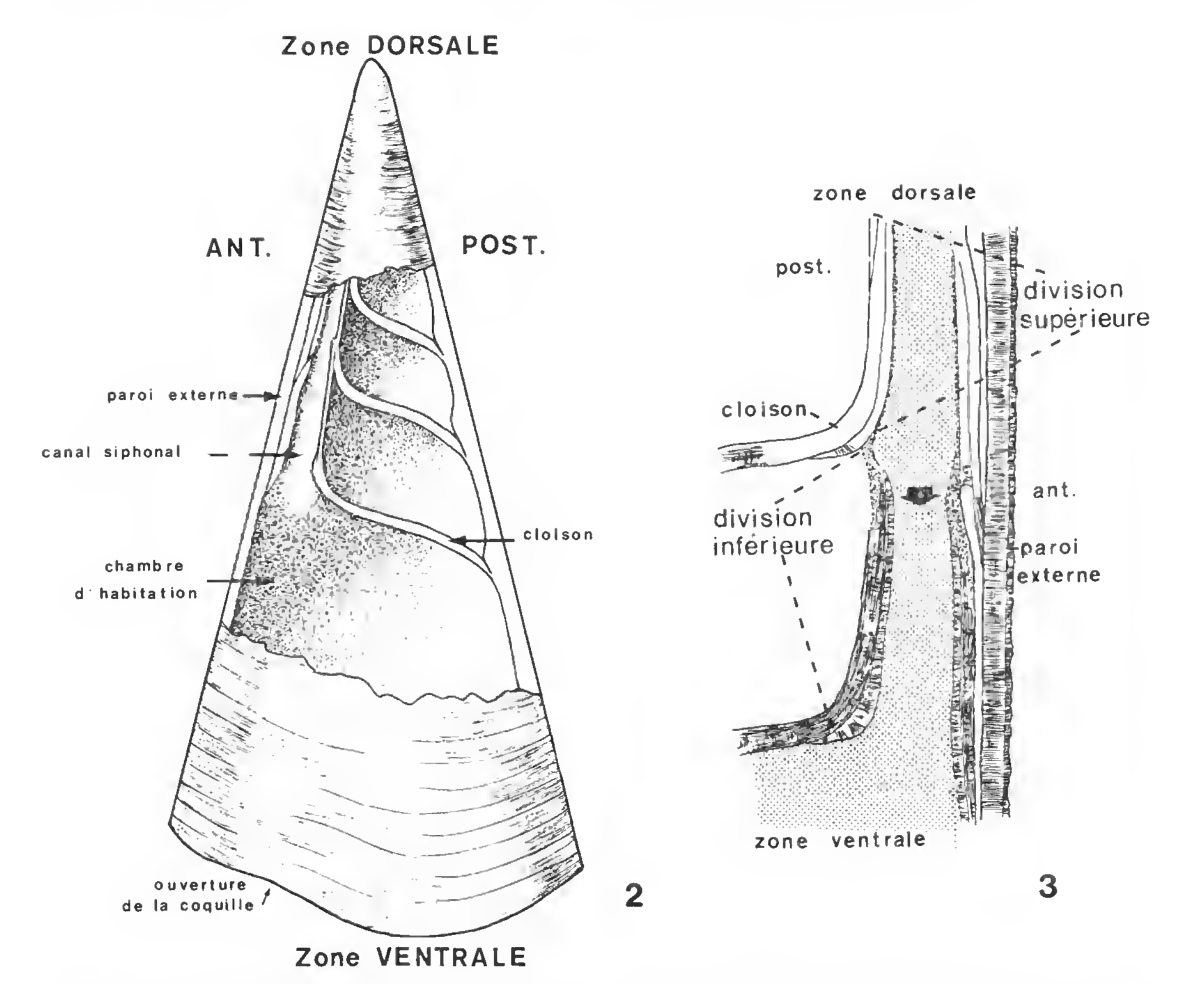


FIG. 2. — Terminologie et orientation d'une coquille de Céphalopode en vue dorso-ventrale (d'après MUTVEI, 1964, modifié).

FIG. 3. — Section dorso-ventrale du canal siphonal de la Spirule (d'après MUTVEI, 1964, modifié) ; la flèche indique le sens de l'enroulement.

La composition minéralogique de la coquille a nécessité l'emploi de colorations spécifiques et de techniques de microanalyse.

H. Mutvei (1956, 1957, 1964) a défini une orientation et une terminologie (fig. 2-3) différentes de celles des traités classiques. Elle sera pourtant choisie ici, afin de faciliter les comparaisons avec les descriptions de cet auteur. Rappelons que la protoconque indique l'extrémité « dorsale », la plus ancienne de la coquille, la loge la plus récente formant l'extrémité « ventrale ». Le côté « postérieur » morphologique de la coquille est le côté périphérique du tour, le côté « antérieur » le côté central du tour. Le canal siphonal, situé du côté ayant le plus petit rayon de courbure (central) est antérieur. La terminologie du siphon évolue au cours des publications de H. Mutvei ; ainsi le col septal est-il successivement nommé : partie proximale, division inférieure (ventrale) ; l'anneau connectif forme la partie distale ou division supérieure. Plus récemment, H. Mutvei (1972) abandonne ces termes au profit de ceux, plus classiques, de col septal et anneau connectif.

I. PAROI EXTERNE

Travaux antérieurs

Dès 1893, A. Appellöf décrit deux couches calcaires dans la paroi externe du test de la Spirule. La couche externe (Aussenplatte), épaisse sur le côté « antérieur » de la partie dorsale de la coquille, forme, sur les faces latérales et « postérieure », des tubercules externes, allongés et arrondis, d'une forme plus ou moins compliquée. Certains montrent une lamellation floue. La couche interne (Innenplatte) est plus épaisse dans la partie ventrale et peut être divisée en deux sous-couches ; l'une, externe, contient localement des particules calcaires allongées, et est fine et transparente. Elle ne présente pas de trace de lamellation. L'autre, interne, plus épaisse et moins transparente, est formée de lamelles d'épaisseur variable qui courent obliquement vers l'intérieur et l'extérieur. Ces lamelles croisent à angle droit les lignes de calcification et d'autres lignes noires noduleuses. A. Naef (1922) distingue trois couches : un périostracum externe, un ostracum moyen (prismatique) et un hypostracum épais, interne et lamelleux. O. Bøggild (1930) analyse rapidement la structure de la Spirule : « la coquille est entièrement aragonitique ; la coquille externe est prismatique avec des prismes plutôt réguliers ; l'extinction est quelque peu variable mais ne dévie pas beaucoup de la direction des prismes. Une couche supérieure très mince est parfaitement homogène ».

En 1963, H. Mutvei étudie les microstructures de façon très détaillée. La paroi externe est composée de deux couches semi-prismatiques, l'une externe, l'autre interne, probablement séparées par une couche périostracale très fine. La couche semi-prismatique externe est « faite d'éléments cristallins spiculaires dont le grand axe a généralement une disposition radiale par rapport à l'axe morphologique dorso-ventral de la coquille... La surface externe montre des petits tubercules plus ou moins en rides, plus forts dans la partie dorsale ancienne de la coquille que dans la partie ventrale jeune. Ces tubercules sont disposés de façon à former un motif irrégulièrement réticulé. » La couche interne est composée d'éléments cris-

tallins aciculaires identiques à ceux de la couche externe, « mais contrairement à ceux-ci, ils sont généralement groupés en prismes plus ou moins distincts, irrégulièrement polygonaux en section transversale ». Pour cet auteur, la couche semi-prismatique externe de la Spirule serait l'homologue du rostre des Bélemnites, et n'aurait pas d'équivalent chez les autres Mollusques à coquille externe : la couche moyenne non calcifiée serait l'homologue d'une couche qui existerait entre le rostre et le phragmocone des Bélemnites et du périostracum.

F. Andalib (1970) signale que « dans les coquilles de Spirule, les septes et le tube siphonal diffèrent de la paroi aragonitique crayeuse par leur couleur jaunâtre et leur surface brillante ».

Les premières observations au microscope électronique à balayage sont dues à I. S. Barskov (1973). La couche externe du test est, pour cet auteur, formée de cristaux prismatiques distincts à disposition radiale ; sa surface externe est tuberculée. La couche moyenne de conchyoline n'est pas calcifiée. La couche interne possède une structure semi-prismatique, avec des cristaux fins et anguleux. Barskov compare ces différentes couches à celles de la coquille des autres Mollusques et formule les hypothèses suivantes :

— la couche externe n'a pas d'équivalent chez les Bélemnites, forme l'ectostracum des Mollusques à coquille externe, correspond à la lame interne du bouclier de la Seiche et à la couche sphérulitique externe du Nautile ;

— la couche moyenne équivaut au rostre des Bélemnites, à l'endostracum des Mollusques à coquille externe, à la lame moyenne du bouclier de la Seiche ;

		H. MUTVEI (1964)	I.S. BARSKOV (1973)
paroi externe	ext.	semi-prismatique *rostre*	semi-prismatique *pas d'équivalent*
	moy.	conchyoline (?)	conchyoline *rostre*
	int.	semi-prismatique *semi-prismatique*	semi-prismatique *semi-prismatique* *semi-prismatique*
cloison	dor.	sphérulitique prismatique *sphérulitique prismatique*	prismatique *sphérulitique* *prismatique* *3è couche*
	moy.	nacrée *nacrée*	nacrée *nacrée* *nacrée*
	ven.	semi-prismatique *semi-prismatique*	semi-prismatique *semi-prismatique* *semi-prismatique antérieure*
	spirule ; *nautile* ; *belemnite*		**Tabl. 1**

Comparaison des homologies établies entre nautile, spirule et belemnites.

— la couche interne correspond à la couche semi-prismatique interne du phragmocone des Bélemnites, au myostracum des Bivalves, à la couche semi-prismatique de la lame interne du bouclier de la Seiche, à la couche semi-prismatique interne du Nautile.

Ces équivalences sont différentes de celles proposées par H. Mutvei (tabl. I).

Microstructure

La paroi externe de la coquille de la Spirule est constituée de deux couches semi-prismatiques, l'une externe, l'autre interne. Une coupe de référence sera analysée : elle est située à distance égale de deux cloisons. Les variations possibles seront ensuite décrites.

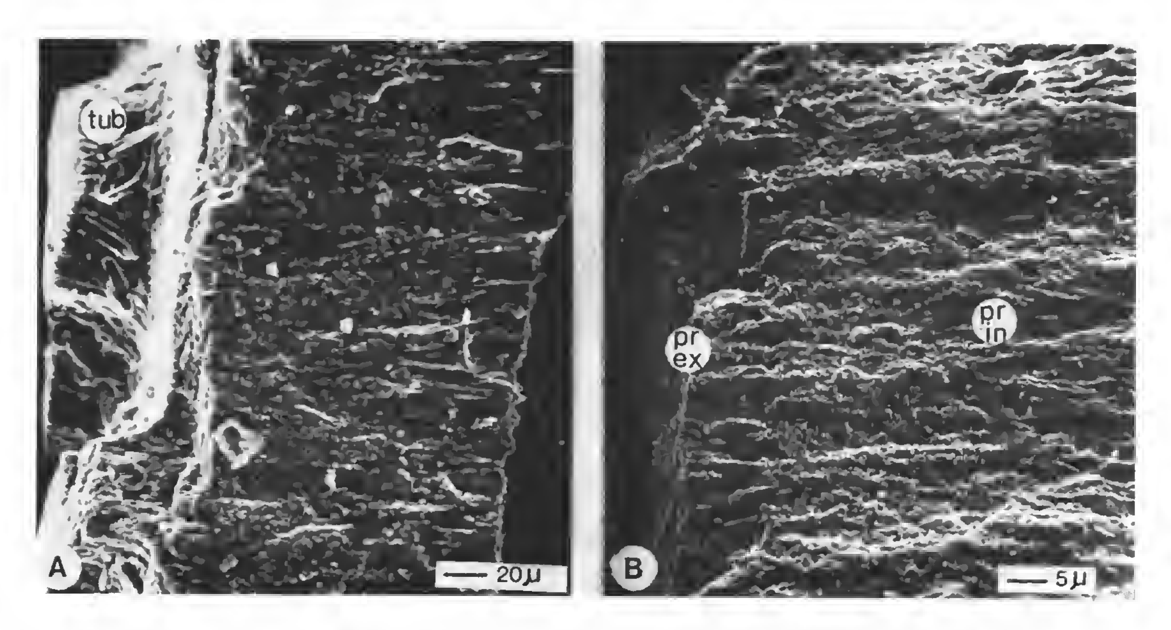


Fig. 4. — Paroi externe, vue d'ensemble des diverses couches : A, la semelle des tubercules est différenciée ; la couche interne se divise en deux zones plus ou moins prismatiques (Sp. 7 ; 320 × ; 20 KV) ; B, les tubercules et leur semelle sont visibles, la partie externe de la couche interne est peu prismatique (Sp. 7 ; 1100 × ; 20 KV) ; tub : tubercule ; pr in : couche semi-prismatique interne ; pr ex : couche semi-prismatique externe.

Coupe de référence

a — *Couche semi-prismatique externe* (fig. 4-5)

Sur la section de référence, la couche semi-prismatique externe est mince et représente environ un quart de l'épaisseur totale du test (fig. 4). Sa limite externe est irrégulière et tronquée. Les tubercules montrent des parois verticales et un sommet horizontal : ils sont tabulaires. Leur limite inférieure et celle de la couche semi-prismatique externe ne sont pas confondues, les tubercules reposant sur une semelle continue très mince (fig. 4 B).

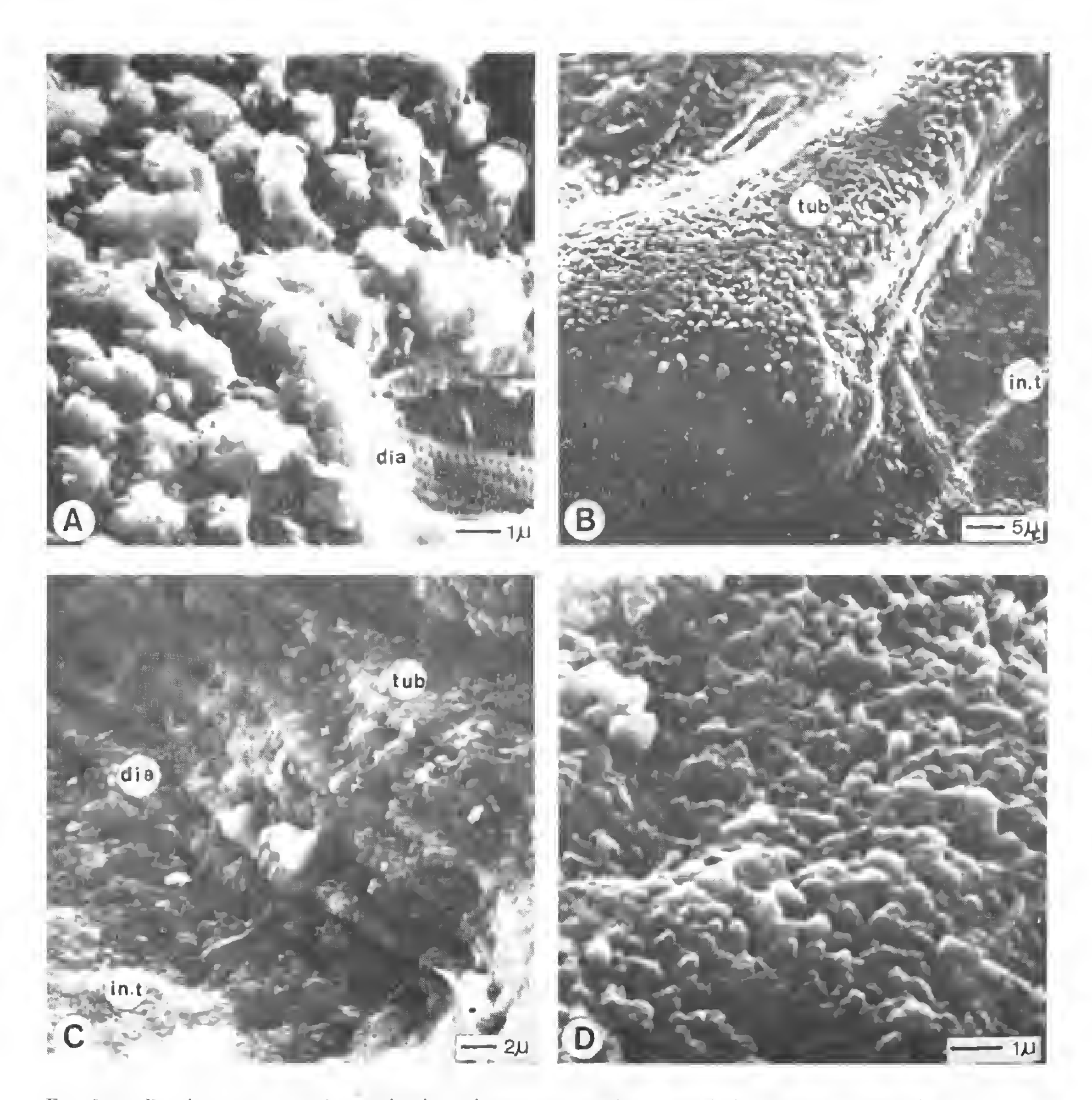


Fig. 5. — Paroi externe, couche semi-prismatique externe : A, aspect de la surface externe d'un tubercule, les prismes sont bien développés et à sommets irréguliers (dia : diatomées) (Sp. 7 ; 6500 × ; 20 KV) ; B, tubercule d'un spécimen adulte, les lamelles horizontales et les prismes sont bien développés (tub : tubercule ; int. t : surface inter-tuberculaire) (Sp. 7 ; 1100 × ; 20 KV) ; C, détail des lamelles horizontales d'un tubercule de la 11e loge d'un individu (Sp. 5 ; 2500 × ; 20 KV) ; D, surface intertuberculaire de la face postérieure, les prismes sont plus petits que ceux des tubercules et sont jointifs. (Sp. 16 ; 7800 × ; 30 KV).

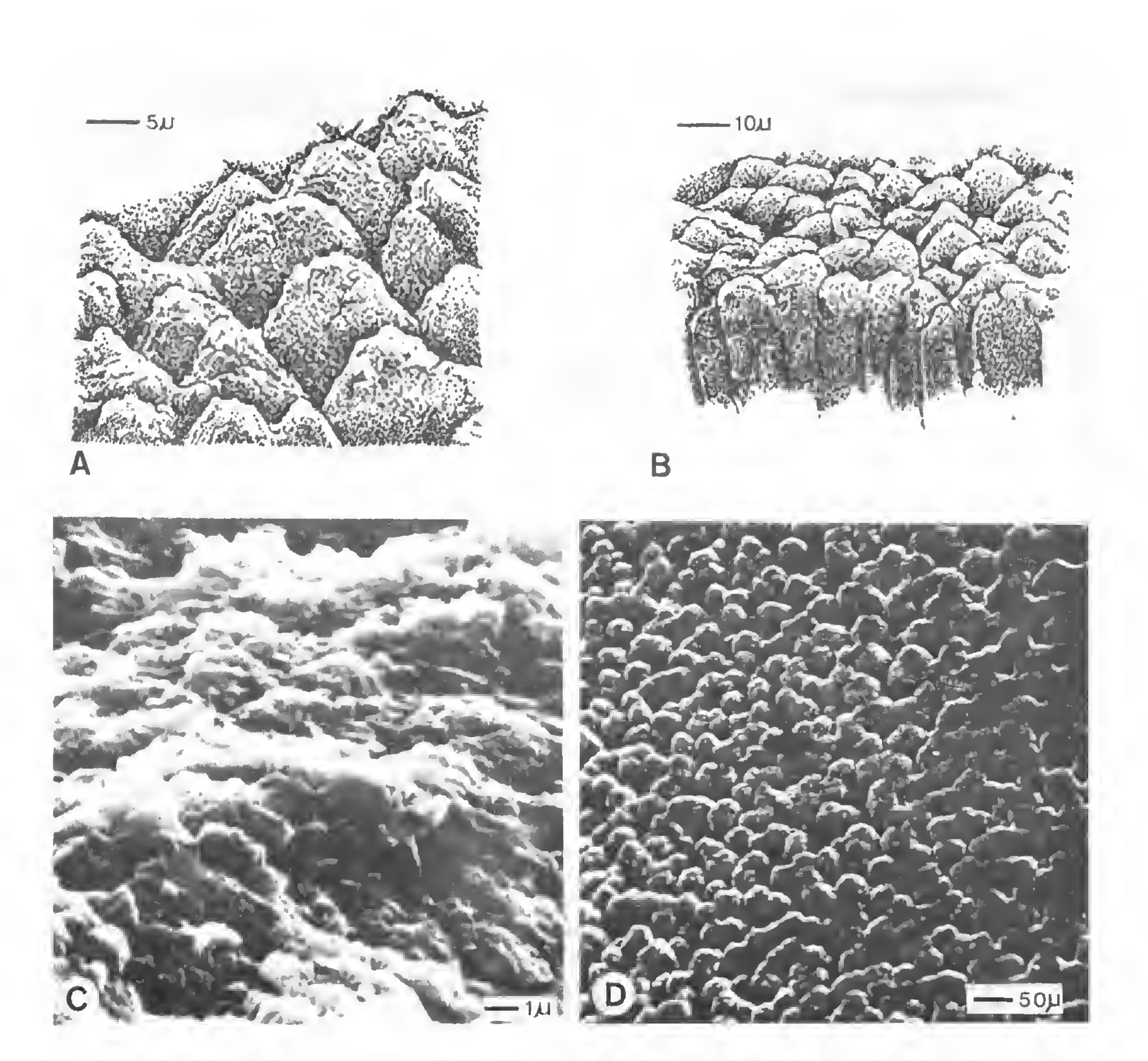


FIG. 6. — Paroi externe, couche semi-prismatique interne : A, vue interne des terminaisons bien développées des prismes, à proximité de l'angle septal (Sp. 14 ; 1500 ×) ; B, *idem* (Sp. 14 ; 800 ×) ; C, autre aspect de la surface interne : les sommets des prismes sont moins développés et ne sont pas coniques (Sp. 7 ; 4700 × ; 20 KV) ; D, aspect de la surface interne : les prismes sont bien individualisés vers la ride annulaire supraseptale et fusionnent quand on s'éloigne de la cloison ; la flèche indique le sens de l'enroulement (Sp. 14 ; 260 × ; 20 KV).

Tubercules et semelles sont formés par des prismes perpendiculaires à la surface externe, plus ou moins développés, mais n'atteignant jamais la perfection de ceux des couches prismatiques des Unios par exemple. Ces prismes imparfaits sont composés de baguettes d'aragonite jointives (« éléments cristallins spiculaires », H. Mutvei).

La surface externe est ornée d'un réseau de tubercules et de bandes étroites anastomosées, disposés en un motif rappelant une pegmatite graphique. Leurs sommets sont généralement lisses et plans, leurs parois pseudo-verticales (perpendiculaires à la limite de la couche). Cette ornementation occupe moins de la moitié de la surface totale (fig. 8). Bandes et tubercules montrent souvent une lamellation horizontale, chaque lamelle ayant 0,5 μ d'épaisseur environ. Localement, leur sommet a perdu son aspect de glacis et est hérissé de prismes d'environ 1 μ de diamètre, à terminaisons coniques mais irrégulières. Les prismes de la surface intertuberculaire sont plus petits (fig. 5 B).

b — *Couche semi-prismatique interne* (fig. 4-6)

Beaucoup plus épaisse que la couche externe, elle représente les trois quarts de l'épaisseur totale de la paroi externe dans la coupe de référence (fig. 4). Comme l'avait reconnu A. Appellöf, elle est formée par deux lames non nettement délimitées :

— La lame externe est la plus épaisse et est constituée de granules grossièrement alignés en « prismes » indistincts, perpendiculaires à la surface du test (verticaux). Rappelons que selon H. Mutvei (1963) : « les couches semi-prismatiques internes diffèrent des externes en étant plus riches en conchyoline qui est en petits grains distincts, groupés pour former des lamelles de croissance d'épaisseur variable ». Cette description correspond à la lame externe de la couche semi-prismatique interne.

— Progressivement, la granulation s'estompe et la nature prismatique de la couche devient plus nette. La lame interne ressemble beaucoup à la couche externe, sans tubercules toutefois. La surface interne du test est hérissée par les sommets des prismes de la lame interne, sommets plus ou moins aplatis et d'un diamètre de 0,1 μ environ ; plus petits que les prismes des tubercules, ils sont d'une taille voisine de ceux de la surface intertuberculaire externe.

Variations

a — *Selon l'âge du spécimen* (fig. 7)

L'ornementation externe du test varie avec l'âge des loges. La surface de la seconde loge est ornée de nombreux tubercules, coniques ou allongés, réunis par leurs bases sur une épaisseur supérieure à celle de la semelle s. st., libres à leurs sommets. Leurs parois sont très obliques et une lamellation horizontale plus ou moins distincte est présente. L'élément structural primaire est le prisme. Le croisement des directions verticale des prismes et horizontale des lamelles détermine une granulation sur toute la surface des tubercules (fig. 5 C). La troisième loge d'un autre spécimen a un aspect identique. Sur la cinquième loge, les sommets de nombreux tubercules sont lisses et plans ; ce phénomène s'accentue sur les loges plus récentes pour aboutir à la morphologie décrite antérieurement chez l'adulte (fig. 7).

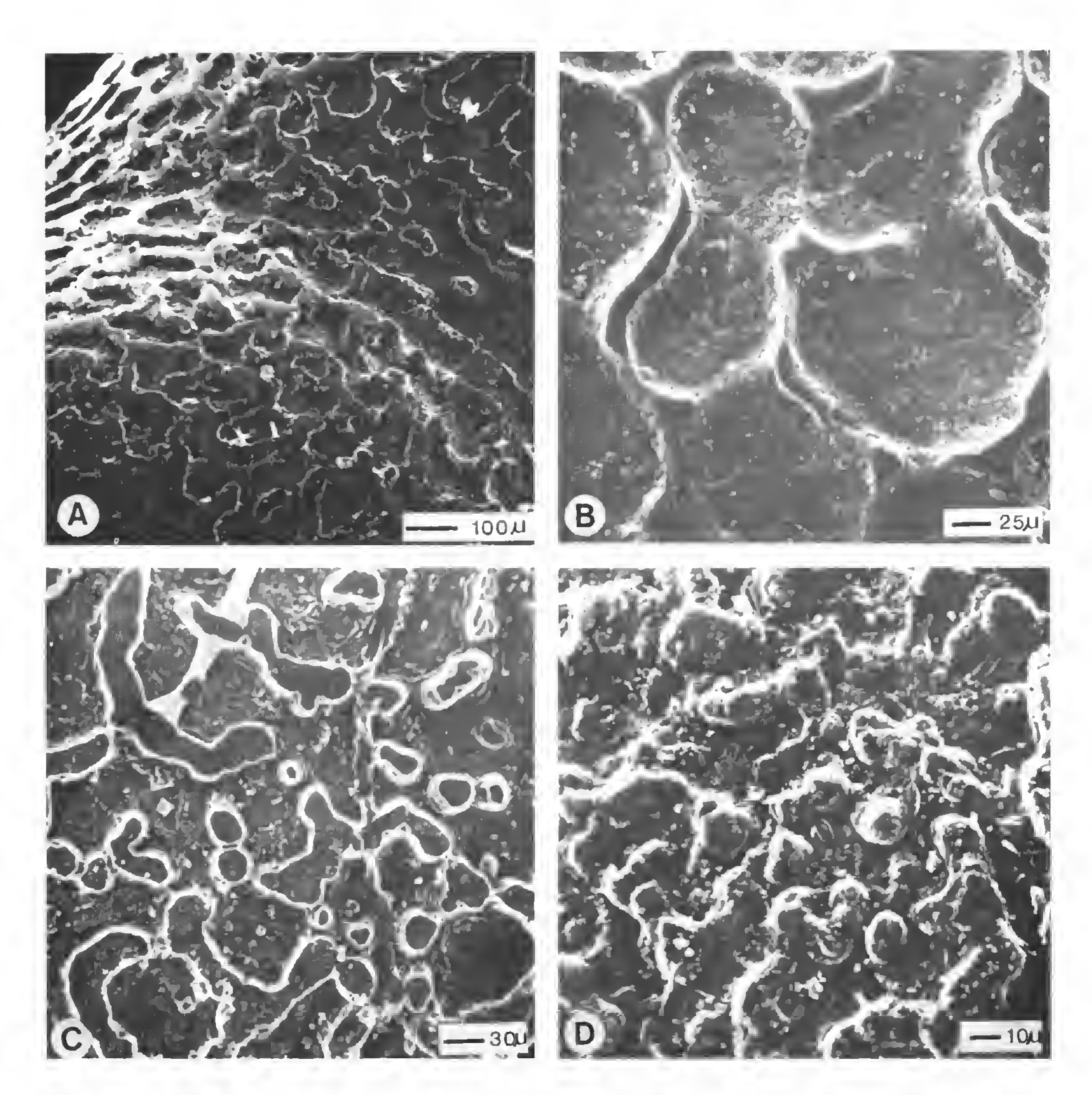


FIG. 7. — Paroi externe, variations de l'ornementation (couche semi-prismatique externe) : A, aspect classique d'un spécimen adulte (Sp. 5 ; 75 × ; 20 KV) ; B, spécimen adulte montrant les figures de « pegmatite graphique » formées par les tubercules et les bandes (Sp. 15 ; 220 × ; 30 KV) ; C, 8e loge : tubercules et bandes ont un sommet tabulaire ; les tubercules isolés sont plus nombreux que chez l'adulte (Sp. 5 ; 190 × ; 20 KV) ; D, 3e loge : les tubercules sont de plus en plus nombreux et leurs sommets sont irréguliers (Sp. 5 ; 450 × : 20 KV).

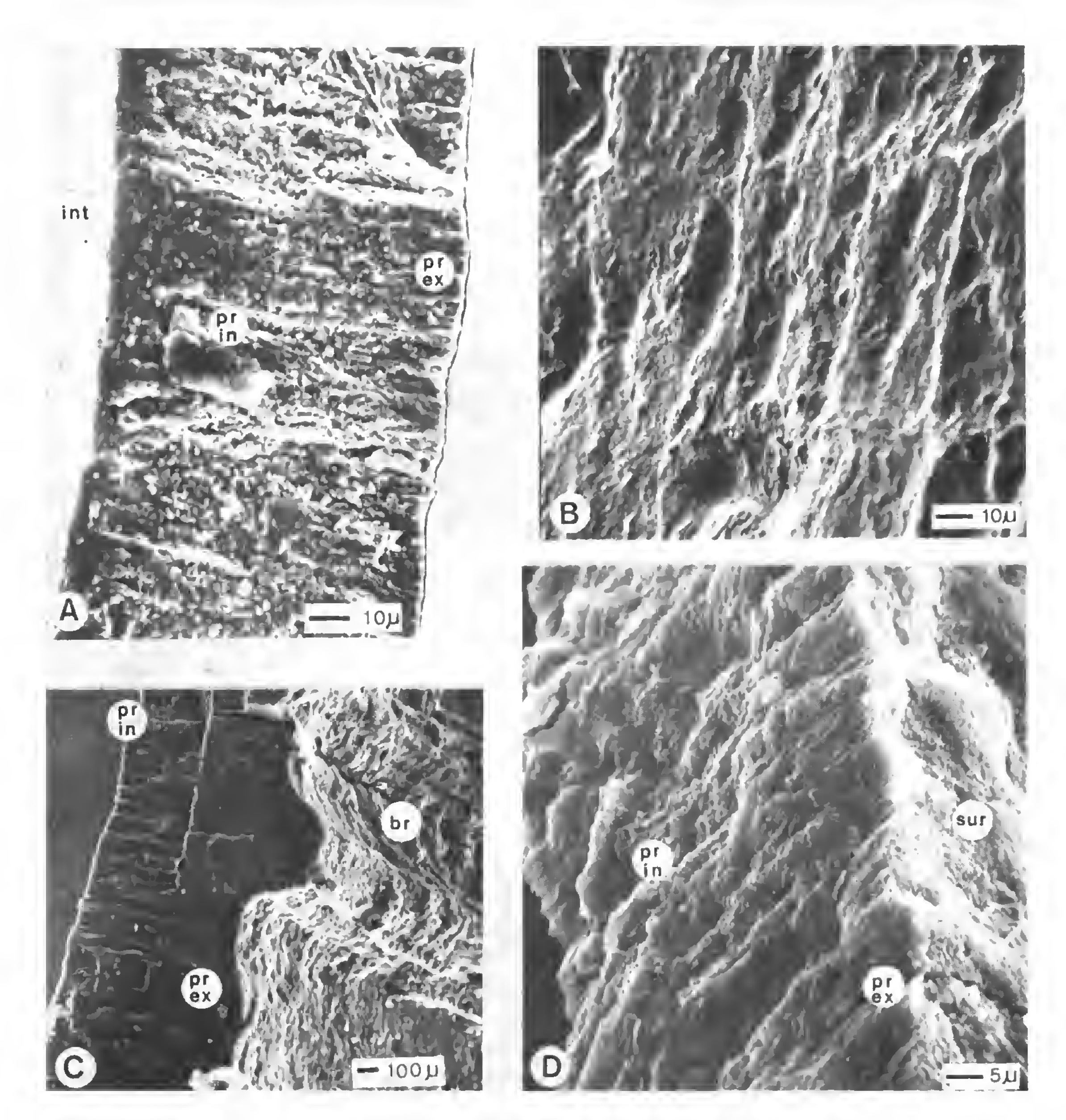


Fig. 8. — Paroi externe de la face antérieure (adjacente au canal siphonal) : A, coupe de la paroi externe : la surface externe est dépourvue de tubercules ; la couche semi-prismatique interne est formée de prismes mal développés et montre un aspect granuleux (Sp. 7 ; 500 × ; 20 KV) ; B, aspect de l'ornementation (Sp. 17 ; 510 × ; 30 KV) ; C, ride de la face dorsale antérieure du 1er tour (Sp. 6 ; 200 × ; 30 KV) ; D, face ventrale antérieure dépourvue de tubercules (Sp. 15 ; 1300 × ; 30 KV).
pr in : couche semi-prismatique interne ; pr ex : couche semi-prismatique externe ; br : bourrelet ; sur : surface externe.

b — *Selon le lieu de coupe* (fig. 8)

Une coupe effectuée sur le côté ventral (jeune) antérieur du test (adjacent au canal siphonal) montre une surface externe dépourvue de tubercules. La couche semi-prismatique externe est plus fine et représente environ un cinquième de l'épaisseur du test, ce qui correspond exactement aux proportions signalées quand on élimine tubercules et semelles. La couche semi-prismatique interne n'est pas subdivisée ; elle présente l'aspect granuleux de la lame externe et les éléments prismatiques sont très fins (fig. 8 A).

La face antérieure de la partie dorsale (ancienne) du premier tour de la coquille présente un épaississement bien marqué. Décrit par H. Mutvei (1963 : 267) « comme une forte élévation en forme de ride, ornementée de stries dorso-ventrales », cet élément est composé de côtes juxtaposées, de hauteur et épaisseur variables selon le spécimen et la situation de la loge. Ces côtes sont formées par la couche semi-prismatique externe de la paroi du test. Les prismes sont bien développés et amorcent localement une disposition rayonnée. De part et d'autre de cette ride, le test est totalement dépourvu d'ornementation.

Les côtes diminuent progressivement de hauteur et disparaissent au-delà du premier tour. Sur les spécimens très bien conservés, cet épaississement du test est accompagné par une membrane organique qui rend solidaires protoconque et loges du premier tour de spire.

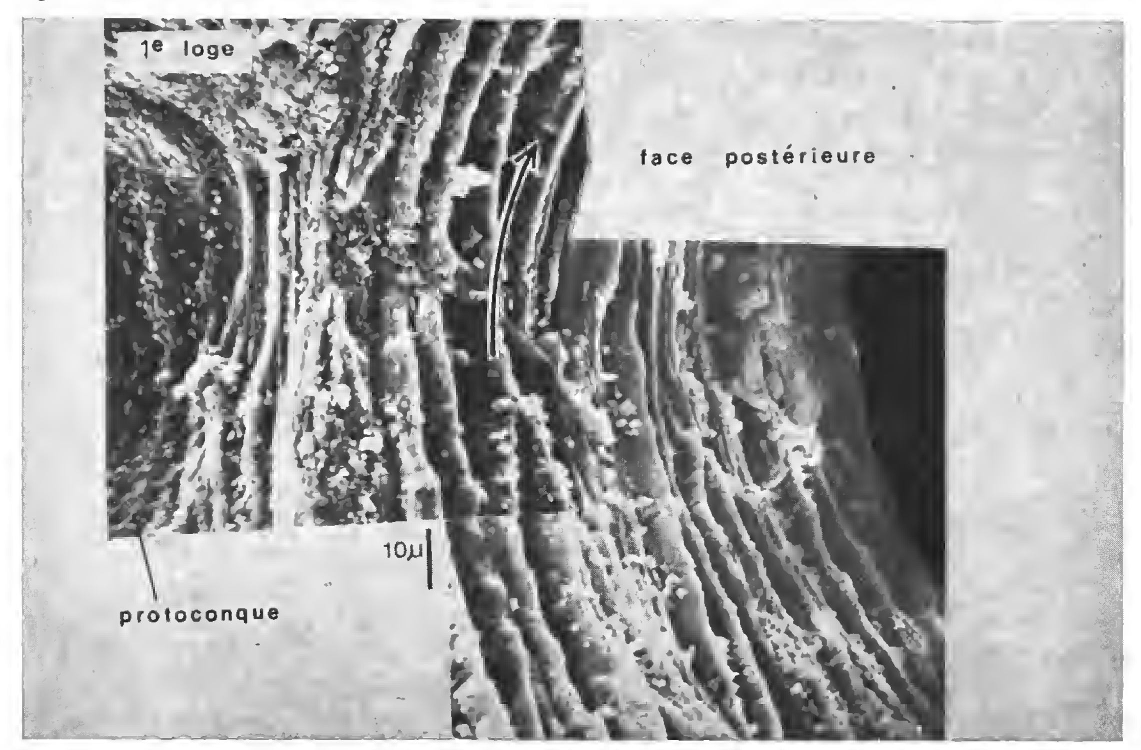


Fig. 9. — Modification de la couche semi-prismatique sur la face antérieure de la zone dorsale de la coquille ; épaississement en un bourrelet irrégulier (la flèche indique le sens de l'enroulement) (Sp. 6 ; 800 × : 20 KV).

Conclusion

Le test est formé de deux couches semi-prismatiques. La couche externe, d'épaisseur variable selon son âge et sa localisation dans le spécimen, montre des prismes bien développés. La taille des éléments constitutifs évoque les couches fibrillaires des Bivalves, mais ce terme est réservé aux couches calcitiques, alors que la coquille de la Spirule est aragonitique. Lisse sur sa face ventrale antérieure, elle est épaissie en un bourrelet dans sa partie dorsale et est responsable de l'ornementation de la coquille. La couche interne est composée généralement de deux termes : le terme externe est peu prismatique et son aspect est granuleux ; le terme interne ressemble à la couche externe et s'épaissit près de la zone d'insertion des cloisons en une ride annulaire supraseptale.

II. CLOISON

Travaux antérieurs

La face ventrale des cloisons est décrite par A. Appellöf comme recouverte localement par une substance calcaire ayant un indice de réfraction élevé. L'angle formé par une cloison et le test possède une formation calcaire qui présente une réfraction plus élevée que celle de la paroi et de la cloison, et dans lesquels elle passe sans limites définies. La cloison s. st. est constituée par de nombreuses lamelles fragiles qui sont coupées normalement par les « lignes de calcification ». Selon Bøggild, « les cloisons, au contraire, sont nacrées ». C. Grégoire (1961) a étudié uniquement la nacre septale : « Contrairement à la conchyoline de nacre, libérée par décalcification sous forme de membranes molles, la substance organique des septa décalcifiés des Spirulidae est un matériel semi-rigide, qui garde la forme initiale, en verre de montre ou en dôme, du septum minéralisé... Ce matériel... est constitué exclusivement de fibrilles... Dans les plans successifs, les fibrilles se croisent orthogonalement ou sous divers angles ». Les cloisons seraient aragonitiques : « une lamelle minérale corrodée de Spirulidae paraît composée de longs bourrelets imbriqués, constitués d'éléments en forme d'écailles arrondies, ou de disques lenticulaires de diamètres très variables, incurvés les uns sur les autres ».

Mutvei (1964) reconnaît quatre couches dans une cloison de Spirule :

— une couche dorsale de conchyoline ;

— une couche sphérulitique prismatique constituée de granules d'aragonite polygonaux, épaisse sur la périphérie, absente dans le centre de la cloison ;

— une couche nacrée, la plus épaisse, et à petits éléments aragonitiques ;

— une couche semi-prismatique composée d'éléments cristallins spiculaires généralement groupés en prismes, qui occupe une zone centrale étroite sur la face ventrale autour du canal siphonal.

Ces couches sont équivalentes de celles de la cloison du nautile.

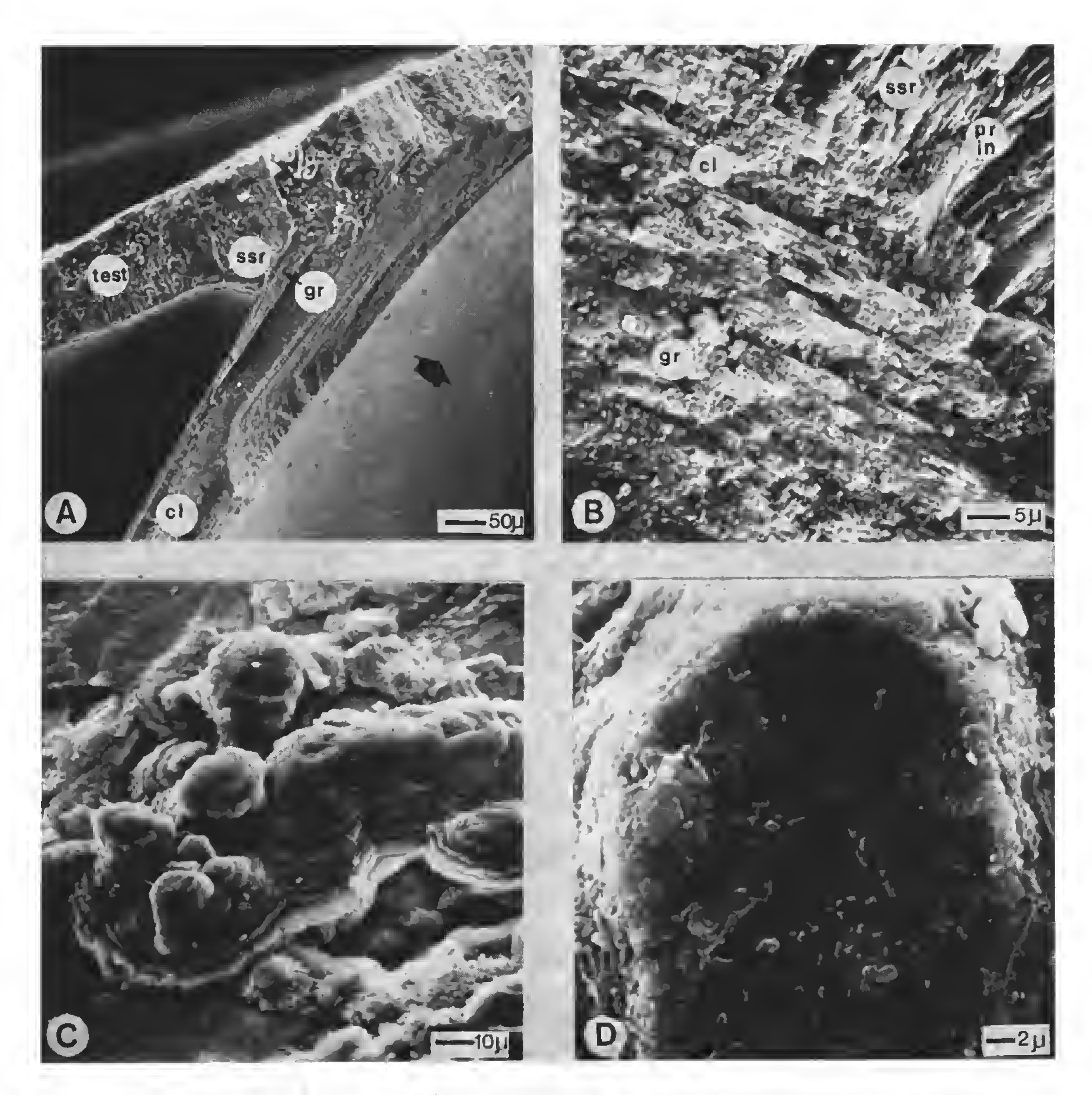


Fig. 10. — Couche sphérulitique prismatique d'une cloison : A, zone d'insertion d'une cloison : la couche sphérulitique prismatique (gr) détermine un triangle qui s'appuie sur la ride annulaire supraseptale (ssr), la flèche indique le sens de l'enroulement (Sp. 3 ; 110 × ; 20 KV) ; B, coupe dans l'insertion cloison-test (test : pr in : couche semi-prismatique interne formant la ride annulaire supraseptale (ssr) — cloison (cl) : couche sphérulitique prismatique (gr) à aspect de nacre grossière) (Sp. 14 ; 1250 × ; 30 KV) ; C, surface convexe (dorsale) d'une cloison, près du test : les sphérulites sont composés de lamelles successives (Sp. 17 ; 560 × ; 30 KV) ; D, section du sommet d'un sphérulite dont la structure radiée est bien visible (Sp. 14 ; 2000 × ; 30 KV).

L'étude la plus récente est celle effectuée par Barskov. La cloison, dans sa partie libre, est formée d'une couche adapicale prismatique, qui correspondrait à la couche sphérulitique prismatique du Nautile, et d'une couche adorale nacrée homologue de la couche nacrée du Nautile. Une troisième couche, semi-prismatique, apparaît à proximité du canal siphonal.

Microstructure

Toutes les couches participant à la formation d'une cloison ne sont pas présentes simultanément sur une coupe ; nous les étudierons successivement, de la face dorsale convexe vers la face ventrale concave.

a — *Couche sphérulitique prismatique* (fig. 10)

La couche sphérulitique prismatique s'appuie sur la ride annulaire supraseptale ; son épaisseur est maximale vers le test et diminue rapidement vers le centre de la cloison, qu'elle n'atteint pas. Cette formation triangulaire, très nette aux faibles grossissements, est constituée de lamelles légèrement convergentes. L'aspect de la couche sphérulitique prismatique en coupe transversale est identique à celui de la nacre en section oblique. Aux forts grossissements, couches nacrée et sphérulitique prismatique deviennent difficiles à identifier ; toutes deux semblent formées de lamelles fines empilées. On ne reconnaît, en section transversale, aucun prisme ou sphérulite. Cette couche déborde largement de la ride annulaire supraseptale, et il est ainsi possible d'observer sa surface. Certaines zones favorables montrent des éléments en période de croissance (fig. 10 C, D). Ces cristaux ressemblent alors à ceux des couches nacrées : de grande taille, tabulaires, ils sont empilés en colonnes. Mais leur section révèle une structure rayonnante de cristallites aciculaires, composés eux-mêmes de granules. Leur aspect est tout à fait semblable à celui des cristaux de la couche sphérulitique prismatique de l'extrémité distale du col septal du nautile, décrits par H. Mutvei (1972 : 247, pl. 14, fig. 3-4). Certaines plages de ces éléments tabulaires reposent sur des prismes verticaux (perpendiculaires à la surface de la cloison), composés d'unités aciculaires verticales, identiques à ceux reconnus par H. Mutvei (1972, pl. 6, fig. 5-6) dans la couche sphérulitique prismatique de la cloison du nautile. Ces cristaux tabulaires horizontaux (parallèles à la surface de la cloison), plus épais que les lamelles de nacre, donnent aux sections l'aspect de nacre grossière, les éléments verticaux étant beaucoup moins abondants que les éléments horizontaux.

L'aspect sphérulitique de cette couche est diversement développé selon les zones de la coquille.

Selon les auteurs, cette couche reste localisée près de l'angle septal, ou est continue sur toute la face dorsale convexe de la cloison. Notons que, bien que restreignant la couche sphérulitique prismatique à l'angle septal, H. Mutvei la représente sur certains schémas sur toute la longueur de la face adapicale (1964 : 252, fig. 19).

Il semble que cette couche s'interrompe réellement peu après la ride annulaire supraseptale, les surfaces des cloisons montrant une structure nacrée au-delà de cette zone.

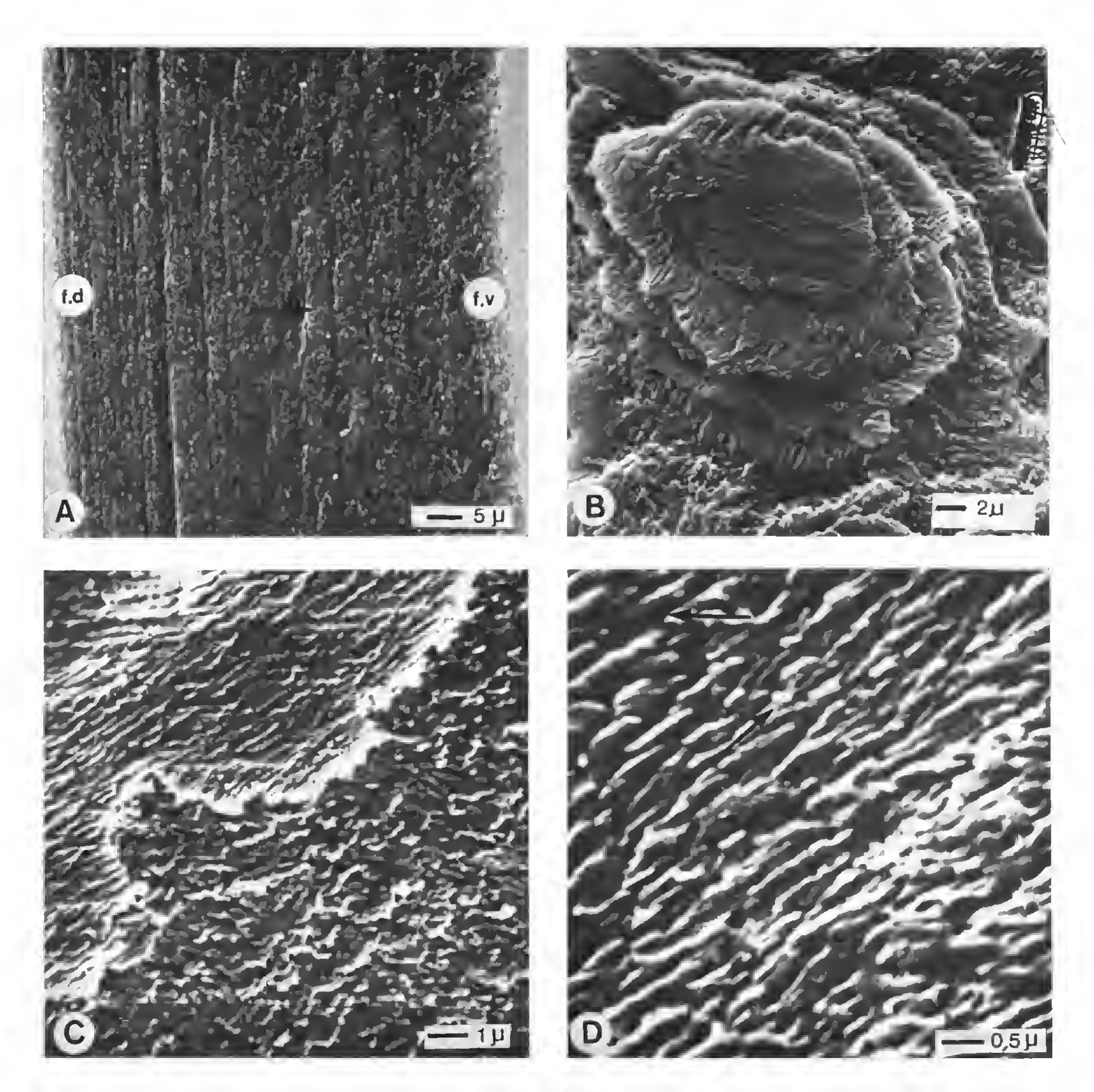


FIG. 11. — Couche nacrée d'une cloison : A, section transversale médiane d'une cloison : la couche nacrée forme toute l'épaisseur de la septe (Sp. 1 ; 1020 × ; 20 KV) ; B, vue de la face « dorsale » d'une cloison, à proximité du canal siphonal ; les baguettes des couches successives sont orientées différemment (Sp. 16 ; 2300 × ; 30 KV) ; C, surface convexe (dorsale) d'une cloison adulte : les lamelles consécutives de la nacre sont constituées d'aiguilles d'aragonite orientées différemment (Sp. 16 ; 5800 × ; 30 KV) ; D, détail de C (Sp. 16 ; 12 000 × ; 30 KV).

b — *Couche nacrée* (fig. 11)

La nacre est l'une des structures les mieux connues chez les Mollusques, grâce à l'intérêt commercial qu'elle présente. Les études classiques d'après des lames minces laissaient présager que la nacre de la Spirule était du type habituel. Les préparations observées par Grégoire ont révélé des différences dans la structure de la conchyoline ; mais les études en microscopie à balayage effectuées par H. Mutvei ont permis de démontrer que la nacre de la Spirule ne ressemble pas à celle des autres Mollusques.

Cet auteur en a donné une description très complète, partiellement reproduite ici :

« On voit nettement que chaque lamelle minérale horizontale (parallèle à la surface de la cloison) est composée par une seule couche de baguettes d'aragonite, nombreuses et parallèles, d'environ 0,1 µ d'épaisseur, et apparemment circulaires en sections transversales. Chaque baguette d'aragonite semble s'étendre sur une grande distance à travers la lamelle minérale, parallèlement à ses faces externe et interne. Les faces externes des baguettes d'aragonite sont irrégulières et forment des renflements tuberculaires de forme et de taille variées, en plusieurs endroits. Dans les lamelles minérales consécutives, l'orientation des baguettes varie beaucoup ».

Il précise également que :
« dans les lamelles horizontales, les cristaux d'aragonite polygonaux tabulaires sont totalement absents... Chaque baguette semble être composée d'éléments cristallins aciculaires encore plus petits, orientés approximativement à angles droits avec le grand axe de la baguette ».

Cette structure définit la nacre de type II.

L'aspect observé sur les spécimens étudiés est identique à celui décrit par H. Mutvei ; ajoutons seulement que les lamelles minérales s'associent de façon à présenter un débit en feuillet semblable au débit de la nacre de type I.

Toutefois, Erben (1972) considère que la nacre de la Spirule et des autres dibranchiaux est une fausse nacre et propose le terme de lamello-fibrillaire.

Mais, selon les auteurs, les couches de type fibrillaire sont une variation des couches lamelleuses croisées (A. Denis, 1972 : 42)ou des couches prismatiques (G. Bignot, 1974 : 103). Si les couches prismatiques sont bien connues chez les Céphalopodes, en revanche les couches lamelleuses croisées n'ont été décrites que chez les Bivalves et les Gastéropodes. Elles peuvent être calcitiques ou aragonitiques.

L'incertitude qui règne en ce qui concerne la nature des couches fibrillaires et leur mode de formation conduit à conserver pour la suite de cet exposé le terme de nacre de type II.

En outre, certaines zones ont permis d'observer la ressemblance de développement (formation de lamelles successives superposées de taille décroissante) entre la nacre de la Spirule et la nacre classique de type I.

c — *Couche semi-prismatique*

La couche semi-prismatique se développe uniquement autour du canal siphonal et ne participe pas réellement à la formation de la cloison. Elle sera décrite ultérieurement, lors des solutions de continuité existant entre siphon et cloison.

Conclusion

Comme les cloisons du Nautile, les cloisons de la Spirule comportent trois couches minérales :

— la couche nacrée, la plus épaisse, présente une architecture différente de celle des autres Mollusques, puisqu'elle n'est pas constituée de lamelles mais de baguettes ;
— la couche sphérulitique prismatique, localisée dans la zone dorsale d'insertion des cloisons, montre en section un aspect de nacre grossière ; sa structure sphérulitique apparaît pleinement sur les vues de surface ;
— la couche semi-prismatique entoure le canal siphonal.

III. INSERTION D'UNE CLOISON

Travaux antérieurs

Appellöf signale dans l'angle septal la présence d'une formation calcaire à indice élevé. Les illustrations choisies par Bøggild montrent un renforcement au niveau de l'insertion de la cloison, mais cette structure n'est pas décrite par l'auteur. Pour Mutvei, la couche semi-prismatique interne du test s'épaissit considérablement dans l'angle de la face dorsale d'une cloison et de la paroi externe en une ride annulaire supraseptale. Les éléments spiculaires sont disposés en prismes plus ou moins distincts, de taille variée. Cette ride est l'équivalent de celle présente chez le Nautile. I. S. Barskov n'analyse pas le mode d'insertion des septes sur le test. La ride annulaire supraseptale n'est pas figurée sur ses schémas ; test et cloisons sont représentés jointifs, sans structure supplémentaire.

Modalités d'insertion
(Fig. 12)

La ride annulaire supraseptale est constituée par la lame interne de la couche semi-prismatique interne de la paroi et est bien développée sur tous les spécimens étudiés. L'épaisseur et la structure de la lame externe de la couche interne ne sont pas modifiées en ce point. Généralement, les sommets des prismes sont bien individualisés près de cet angle, alors qu'ils sont effacés vers le milieu de la paroi.

La couche semi-prismatique externe ne subit apparemment aucune modification. Toutefois les éléments de l'ornementation externe s'alignent et déterminent des bandes parallèles, groupées par deux ou trois ; cet alignement est plus ou moins parfait et peut être absent. Les sommets des prismes sont distincts, de petite taille.

Cloison et test ne sont pas simplement superposés, ainsi que le représente la plupart des auteurs. La cloison s'amincit et se termine par une pointe effilée recouverte de part et

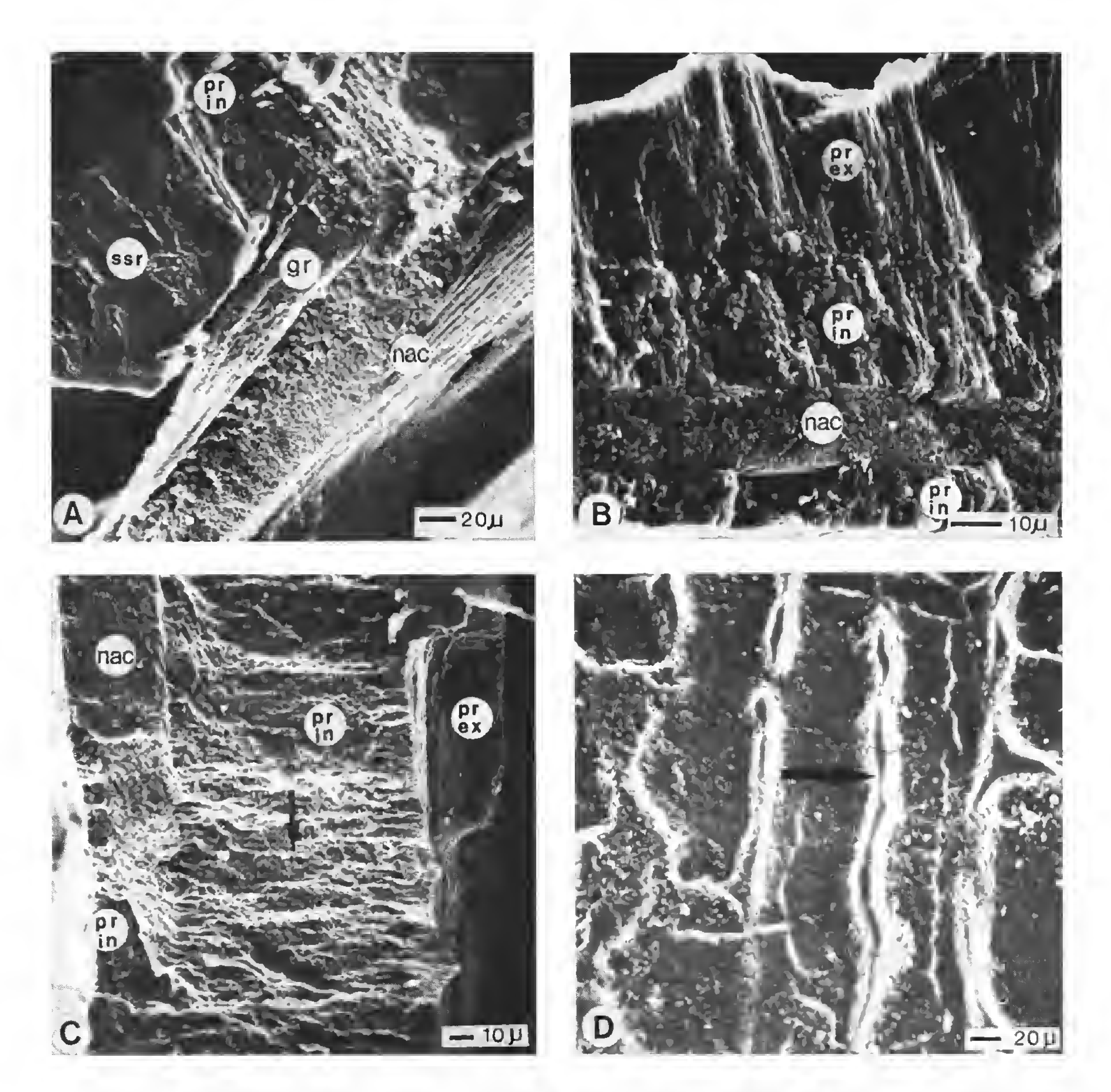


Fig. 12. — Insertion de la cloison sur la paroi externe : A, vue d'ensemble en section dorso-ventrale ; l'aspect de la couche sphérulitique prismatique est identique à celui de la nacre en section plus oblique (la flèche indique le sens de l'enroulement) (Sp. 3 ; 250 × ; 20 KV) ; B, section transversale : la couche nacrée s'insère dans la couche semi-prismatique interne du test (Sp. 21 ; 750 × ; 30 KV) ; C, extrémité d'une cloison (la flèche indique le sens de l'enroulement) (Sp. 7 ; 340 × ; 20 KV) ; D, ornementation externe au niveau de l'insertion : les bandes deviennent parallèles ; individu adulte (Sp. 15 ; 210 × ; 20 KV).

pr in : couche semi-prismatique interne du test ; ssr : ride supraseptale ; gr : couche sphérulitique prismatique de la cloison ; nac : couche nacrée ; pr ex : couche semi-prismatique externe du test.

d'autre par la couche semi-prismatique interne du test. La couche sphérulitique prismatique ne participe pas à l'élaboration de cette terminaison.

Une section antéro-postérieure de cette zone présente la disposition suivante (fig. 12 B) : la couche semi-prismatique externe du test puis la couche semi-prismatique interne du test, la couche nacrée de la cloison et à nouveau la couche semi-prismatique interne du test. La distance séparant la ride annulaire supraseptale et la pointe de la cloison représente environ un quart de celle existant entre deux cloisons successives dans la partie ventrale de la coquille.

Cette topographie implique le processus suivant :

— sécrétion partielle de la couche semi-prismatique interne du test par la division pariétale de l'épithelium ;

— sécrétion simultanée de la couche sphérulitique prismatique de la cloison par la division septale de l'épithelium ;

— sécrétion de la couche nacrée de la cloison ;

(La sécrétion de la couche semi-prismatique interne du test se continue pendant ces deux derniers points.)

— accroissement en longueur des couches semi-prismatique interne du test et de la couche nacrée de la cloison ;

— arrêt de l'accroissement en longueur de la nacre et épaississement de la cloison ;

— épaississement de la couche semi-prismatique interne du test et recouvrement par celui-ci de la nacre de la cloison ;

— accroissement en longueur du test.

Cette complexité assure à la coquille une cohésion et une rigidité plus grandes que ne le ferait une simple juxtaposition test-septe.

Cette zone permet d'observer l'extension de la couche sphérulitique prismatique. Débordant généralement la ride annulaire supraseptale, elle peut être beaucoup plus restreinte. A l'endroit même où les cristaux de croissance de la couche sphérulitique prismatique ont été décrits, sur d'autres spécimens ce sont des lamelles de nacre qui se sont développées. Les strates successives, écaillées, montrent parfaitement les baguettes d'aragonite qui constituent les lamelles, et leurs orientations différentes d'une lamelle à l'autre. Les contours des piles formées par écaillage sont beaucoup plus aigus que ceux des cristaux de la couche sphérulitique prismatique (fig. 11 B).

IV. CANAL SIPHONAL

Morphologie
(Fig. 13)

Le canal siphonal de la Spirule, situé du côté de la coquille ayant le plus faible rayon de courbure, est antérieur. Adjacent au test, il est visible par transparence.

Son diamètre n'est pas constant à l'intérieur d'une loge. Large dans sa partie dorsale (la plus ancienne), il se rétrécit sur moins de 1 mm de longueur, puis s'évase jusqu'à la cloi-

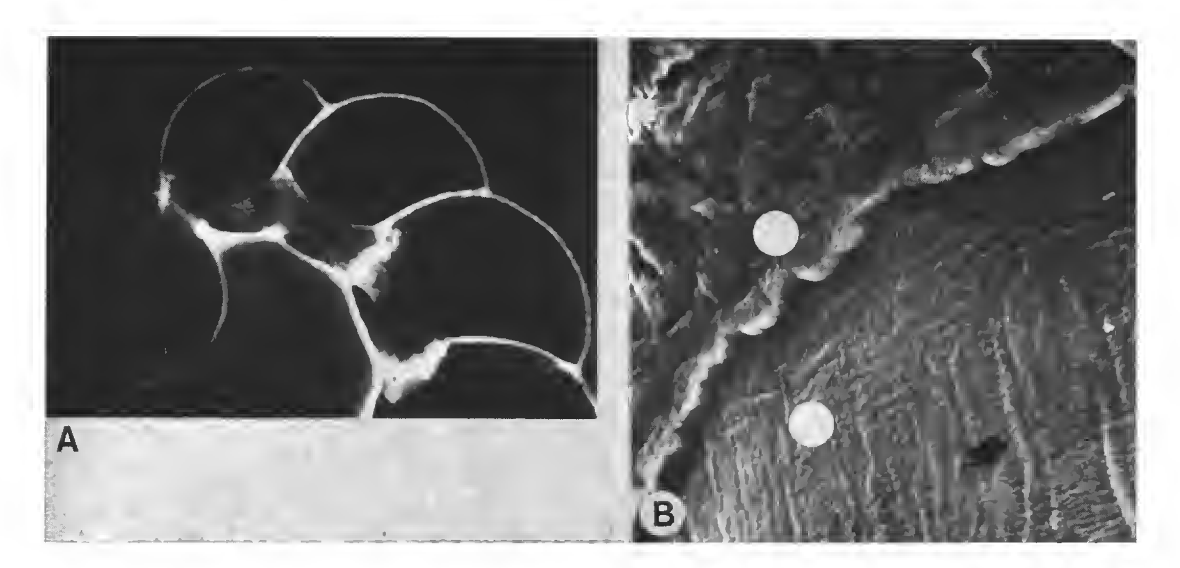


Fig. 13. — Morphologie du tube siphonal : A, microradiographie montrant les variations du diamètre dans une loge donnée ; B, surface externe ornée de bourrelets longitudinaux et transverses (la flèche indique le sens de l'enroulement) (Sp. 3 ; 585 × ; 20 KV).
En B le rond blanc supérieur indique le col septal ; l'inférieur l'anneau connectif.

son suivante (fig. 13-21). Sa section transversale n'est pas parfaitement circulaire : la face antérieure, liée au test, est plane.

Sa surface externe est ornementée longitudinalement et transversalement. Les bourrelets longitudinaux sont souples, et les plus importants délimitent des lentilles très allongées, plus ou moins recoupées par les plus faibles. Les stries transversales sont distinctes surtout dans la partie dorsale du canal siphonal ; courtes et parallèles, elles déterminent avec les bourrelets un grossier quadrillage dans cette zone. Elles deviennent moins accentuées ensuite.

Travaux antérieurs

A. Naef (1922) représente le canal siphonal composé d'un tube calcaire externe, formé de deux parois. La paroi externe nacrée est le prolongement des cloisons ; la paroi interne est prismatique. Ce tube est tapissé intérieurement par un second tube organique (chitineux). Bøggild et Grégoire ne mentionnent pas le siphon de la Spirule. Selon H. Mutvei, les divisions inférieures (ventrales) du canal siphonal sont constituées par une couche nacrée externe, prolongement de la couche nacrée des cloisons, et par une couche semi-prismatique interne ; les divisions supérieures ne comportent que la couche sphérulitique prismatique. I. S. Barskov, bien que n'ayant pas décrit le canal siphonal, le figure sur différents schémas ; il le représente comme un prolongement des cloisons, avec une couche sphérulitique prismatique ventrale (adapicale), une couche nacrée et, peu visible, une troisième couche qui forme partiellement les anneaux connectifs et apparaît sur les cols septaux.

Microstructure

Coupe de référence

Elle se situe à égale distance de deux cloisons successives.

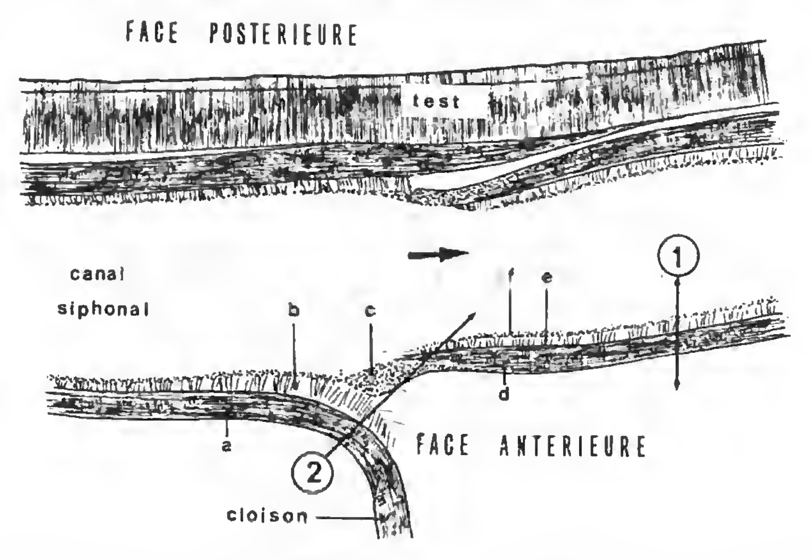


Fig. 14. — Localisation des coupes du canal siphonal : 1, coupe de référence ; 2, coupe oblique : jonction cloison-siphon ; (a, couche nacrée du col septal 1 ; b, couche semi-prismatique du col septal 1 ; c, couche sphérulitique prismatique de l'anneau connectif 2 ; d, couche nacrée du col septal 2 ; e, couche semi-prismatique du col septal 2 ; f, couche sphérulitique prismatique de l'anneau connectif 3).

a — *Couche nacrée* (fig. 15-16)

C'est la plus épaisse puisqu'elle représente les cinq huitièmes de l'épaisseur totale du siphon. Non traitée la nacre, sur des vues de surface à faible grossissement (900), présente un aspect strié. On observe des bourrelets très minces et serrés, de longueur variable, parallèles. A un grossissement plus fort, les bourrelets se révèlent être les « baguettes d'aragonite » décrites par H. Mutvei (1970), et dont l'épaisseur varie de 0,1 à 0,2 µ. Ces baguettes ne sont pas parallèles dans les couches successives et forment ainsi un motif réticulé. L'aspect général est semblable à celui décrit par Mutvei pour les couches nacrées des cloisons (1970).

L'utilisation du terme nacre pour désigner cette structure semble abusive quand on la compare à la nacre classique (nacre de type I — Mutvei, 1970). Les sections des couches permettent une justification : les baguettes observées en surface constituent des lames parallèles, très minces (une seule couche de baguettes par lame), et la nacre de type II se débite en lamelles comme le fait la nacre de type I.

b — *Couche semi-prismatique* (fig. 15)

Moins épaisse que la précédente, elle occupe un quart de l'épaisseur totale du siphon.

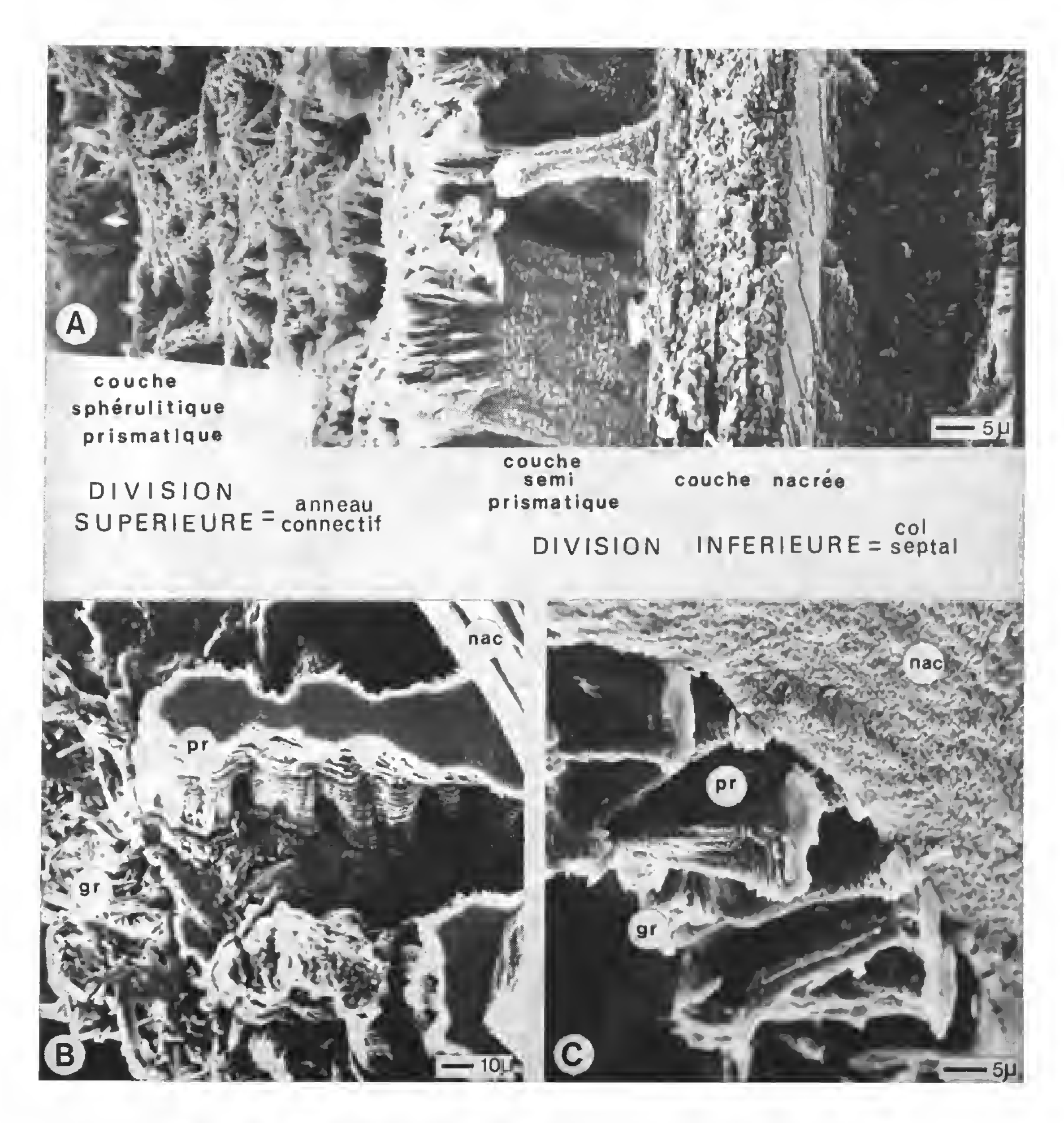


Fig. 15. — Canal siphonal : A, vue d'ensemble en coupe transversale (antéro-postérieure) (Sp. 2.1 ; 1130 × ; 20 KV) un montage de trois clichés modifie un peu la perspective des structures ; B, coupe oblique montrant les rapports des couches (Sp. 12 ; 450 × ; 20 KV) ; C, idem. (Sp. 2.2 ; 1260 × ; 20 KV).
nac : couche nacrée du col septal ; pr : couche semi-prismatique lacuneuse du col septal ; gr : couche sphérulitique prismatique de l'anneau connectif.

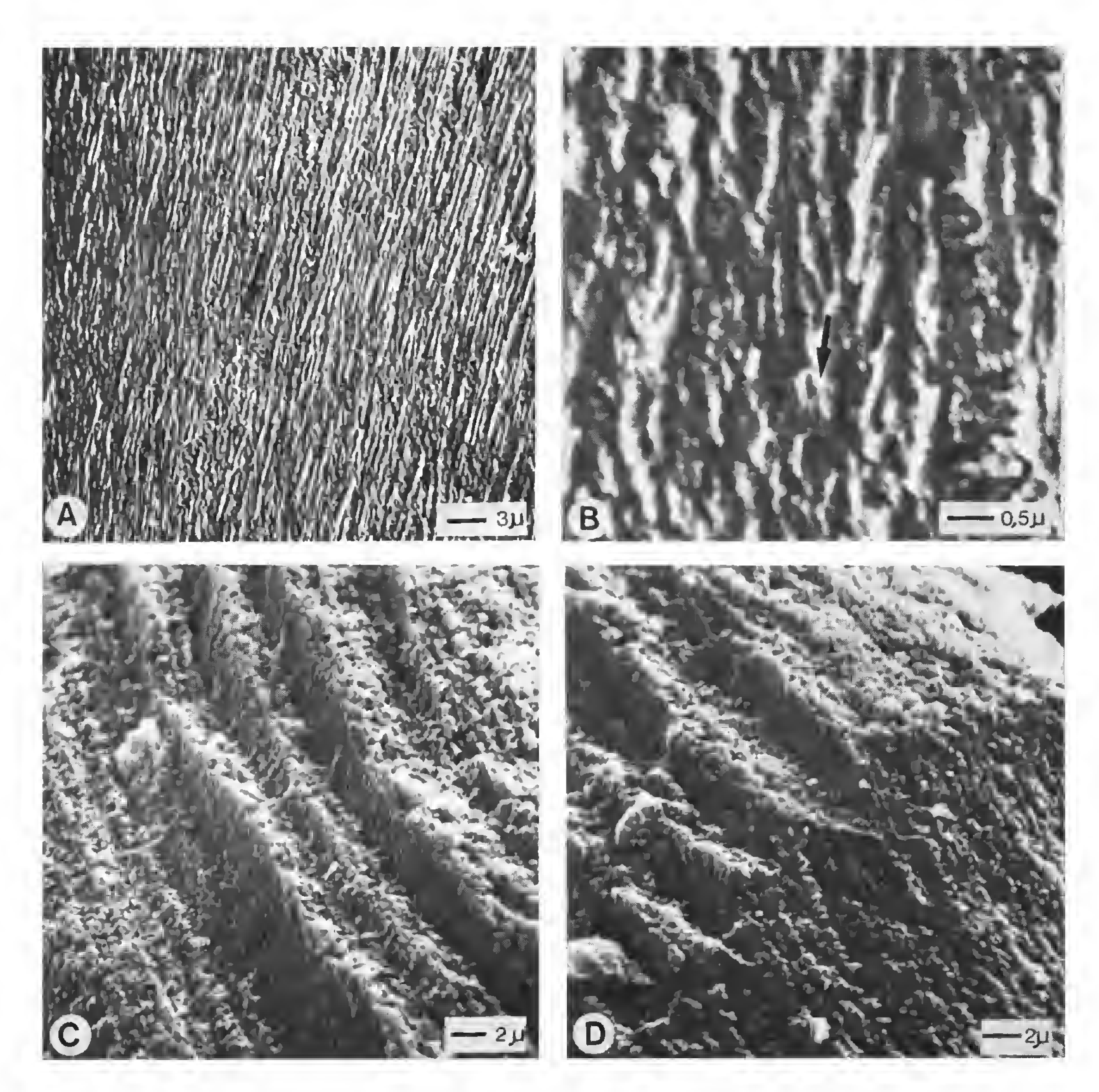


Fig. 16. — Couche nacrée du canal siphonal ; A, surface externe ; deux lames de la couche nacrée montrent des aiguilles d'aragonite orientées différemment (Sp. 2.2 ; 1800 × ; 20 KV) ; B, détail de la précédente (la flèche indique le sens de l'enroulement) (12800 ×) ; C, section transversale : la couche nacrée se débite en feuillets (Sp. 2.2. ; 2500 × ; 20 KV) ; D, détail de la précédente (2600 ×).

Elle est formée de prismes généralement perpendiculaires aux lamelles de la couche nacrée. Ces prismes sont séparés par des intervalles de dimensions variables ; plusieurs prismes peuvent fusionner sur une partie ou toute leur hauteur. Un prisme donné n'a pas un diamètre constant et tous n'ont pas le même diamètre.

La base de ces prismes repose sur la couche nacrée ; cette surface est plane, mais striée dans une seule direction. La lame de base paraît constituée, comme la couche nacrée, de baguettes d'aragonite perpendiculaires à la hauteur du prisme. Cette base est toutefois plus épaisse qu'une lamelle de la nacre de type II.

Un prisme est composé de plusieurs unités, chacune formée de lamelles parallèles nombreuses de 0,2 µ d'épaisseur environ. Les différentes unités ayant des croissances inégales, la section transversale du prisme est souvent festonnée.

La structure obtenue est très poreuse, les lacunes étant abondantes.

c — *Couche sphérulitique prismatique* (fig. 15-17)

Elle occupe un huitième de l'épaisseur totale des couches. Sa limite basale n'est pas uniforme et elle semble en continuité avec la couche semi-prismatique sous-jacente. Les prismes se transforment : ils perdent leur stratification horizontale, et des éléments verticaux deviennent prédominants. Des lames cristallines séparées par des lacunes très fines les remplacent. En surface, les lames cristallines apparaissent disposées en étoiles, chaque centre de cristallisation coïncidant grossièrement avec le sommet du prisme de la couche semi-prismatique. Chaque lame est formée de très nombreuses aiguilles d'aragonite, plus ou moins divergentes par rapport à la base de la couche.

L'ensemble est très poreux et fragile.

Variations

Les principales variations interviennent au niveau des points de contacts cloison-siphon et seront donc étudiées ci-dessous.

Rapports cloison-canal siphonal
(Fig. 18 à 21)

Une section oblique immédiatement ventrale par rapport à une cloison offre la succession suivante, de l'extérieur vers l'intérieur (fig. 14) :

— une couche nacrée (a) de la cloison 1 et du canal siphonal 1 ;

— une couche semi-prismatique (b) de la cloison 1 et de la division inférieure du canal siphonal 1 ;

— une couche sphérulitique prismatique (c) de la division supérieure du canal siphonal 2 ;

— une couche nacrée (d) de la cloison 2 et de la division inférieure du canal siphonal 2 ;

— une couche semi-prismatique (e) de la cloison 2 et de la division inférieure du canal siphonal 2 ;

— une couche sphérulitique prismatique (f) de la division supérieure du canal siphonal 3.

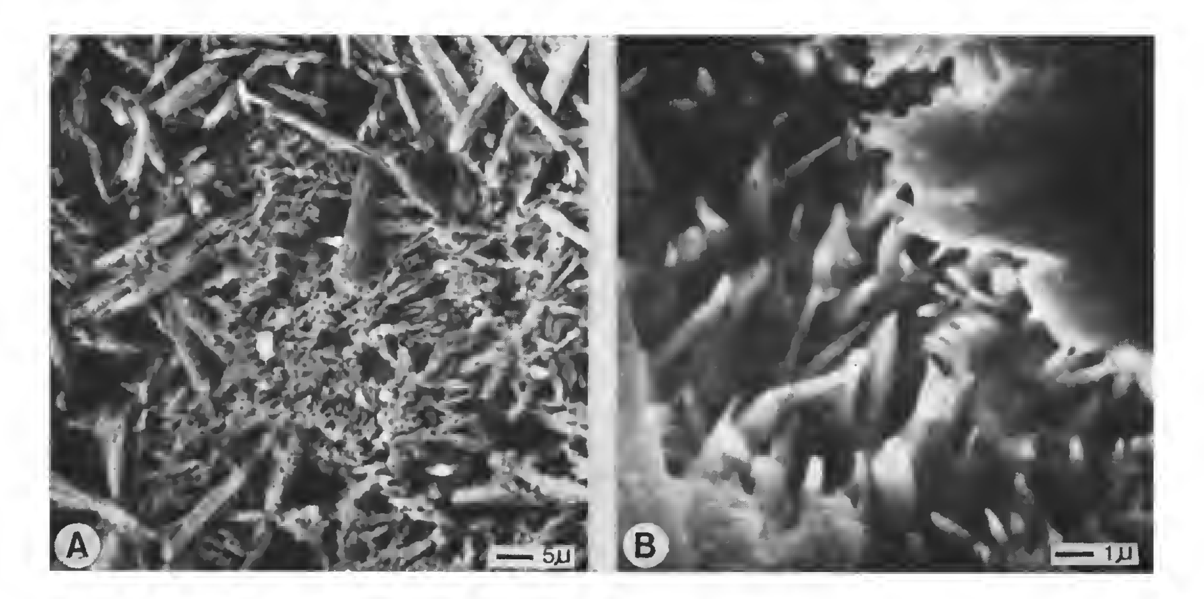


Fig. 17. — Couche sphérulitique prismatique du canal siphonal : A, surface interne de la couche (Sp. 12 ; 970 × ; 20 KV) ; B, aiguilles d'aragonite formant les sphérulites (Sp. 16 ; 4900 × ; 30 KV).

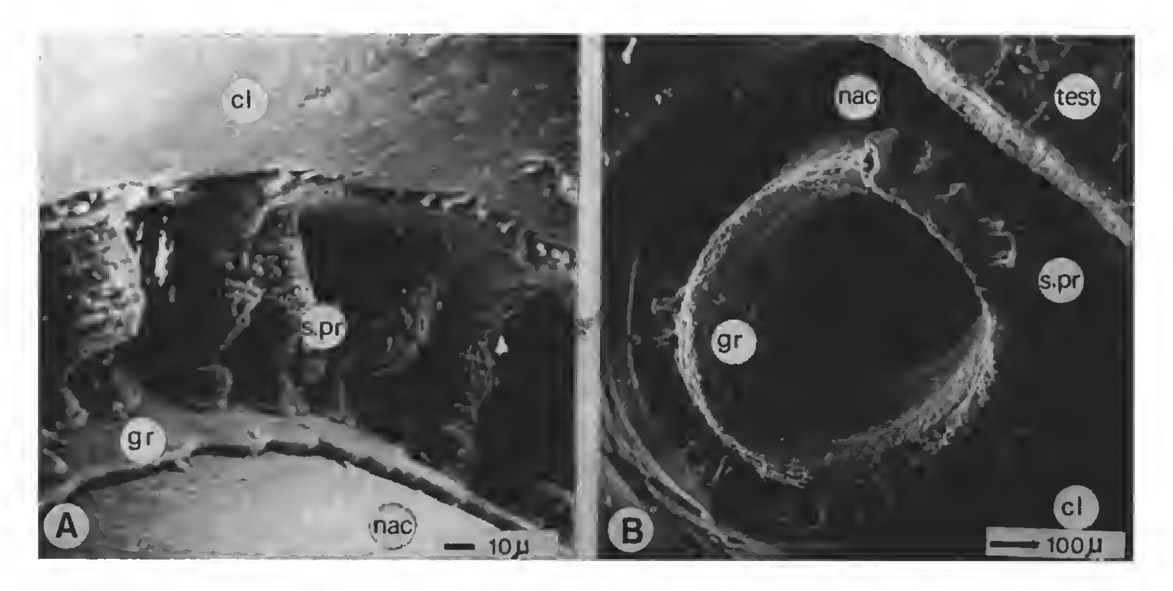


Fig. 18. — Zone de transition entre septe et tube siphonal : A, vue ventrale oblique montrant la terminaison poreuse de la couche semi-prismatique (Sp. 9 ; 400 × ; 20 KV) ; B, vue dorsale montrant les positions relatives des diverses couches du tube siphonal (Sp. 19 ; 65 × ; 30 KV).
cl : cloison ; s pr : couche semi-prismatique du siphon ; gr : couche sphérulitique prismatique du siphon ; nac : couche nacrée du siphon.

La couche semi-prismatique (b) est très épaisse et modifiée : elle se divise en deux zones. S'appuyant sur la couche nacrée (a) de la cloison, la première zone est peu épaisse, 10 µ environ, prismatique et compacte. La seconde zone est beaucoup plus épaisse, semi-prismatique et poreuse. Les prismes ont généralement la forme d'un T, la barre horizontale côté cloison. Les piliers verticaux sont donc en retrait ; ils sont composés de lamelles horizontales et l'ensemble montre un aspect granuleux. Ils possèdent une base épaisse et nette. Leur hauteur totale atteint 0,6 mm (fig. 18-21).

Une autre modification, plus rare, peut intervenir. La division en deux zones de la couche semi-prismatique n'existe plus. Les « piliers » ne sont plus granuleux, bien que formés également de lamelles horizontales. Ces denticulations sont en surplomb par rapport

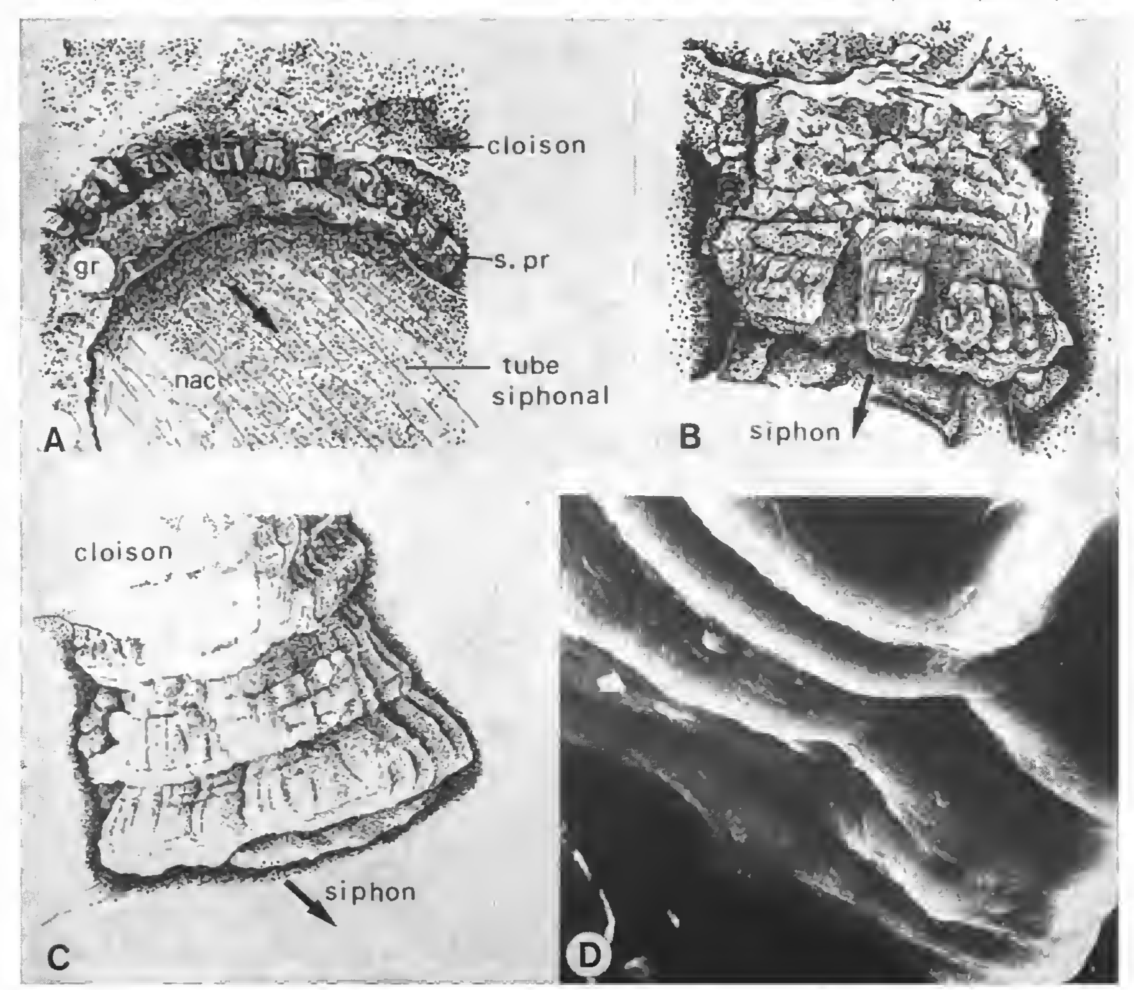


Fig. 19. — Aspects de la terminaison de la couche semi-prismatique dans la zone de transition entre septe et siphon : A, vue d'ensemble et situations relatives des éléments (125 ×) ; B, denticulation composée du type « patte d'éléphant » (1000 ×) ; C, aspect le plus fréquent (1250 ×) ; D, denticulation à bord arrondi et lisse (Sp. 13 ; 2100 × ; 20 KV).

à la couche sphérulitique prismatique (e) ; continues côté cloison, elles présentent des lacunes plus ou moins précoces et ont l'aspect de « doigts de patte d'éléphant » dans le cas de denticulations composées. Certaines sont plus simples. Alors que les piliers précédents représentaient le prolongement direct de la couche semi-prismatique, ces denticulations sont beaucoup plus modifiées par rapport à cette couche (fig. 19 B).

Un troisième aspect existe : doubles ou simples, les piliers sont formés de couches horizontales d'épaisseur variable, à bord arrondi et dont toute granulation a disparu : ils sont parfaitement lisses (fig. 19 c).

Ces différentes structures reposent sur une couche continue, compacte, à bord festonné : la couche sphérulitique prismatique (e). Plus épaisse que dans une section médiane, elle n'est plus constituée de faisceaux de bagnettes d'aragonite et a perdu son aspect étoilé en surface. Des lames assez épaisses sont disposées en strates horizontales (concentriques si l'on considère l'ensemble du canal siphonal) ; non jointives, ces lames sont soutenues par des piliers perpendiculaires (« verticaux »), irrégulièrement espacés. Lorsque cette couche est en position externe, sa structure ne révèle aucune lacune permettant la porosité.

Les couches semi-prismatique (e) et sphérulitique prismatique (f) se terminent ventralement par rapport à la cloison 2. Elles diminuent progressivement d'épaisseur et constituent un bourrelet dont l'abrupt est dû principalement à la couche semi-prismatique (fig. 20 A).

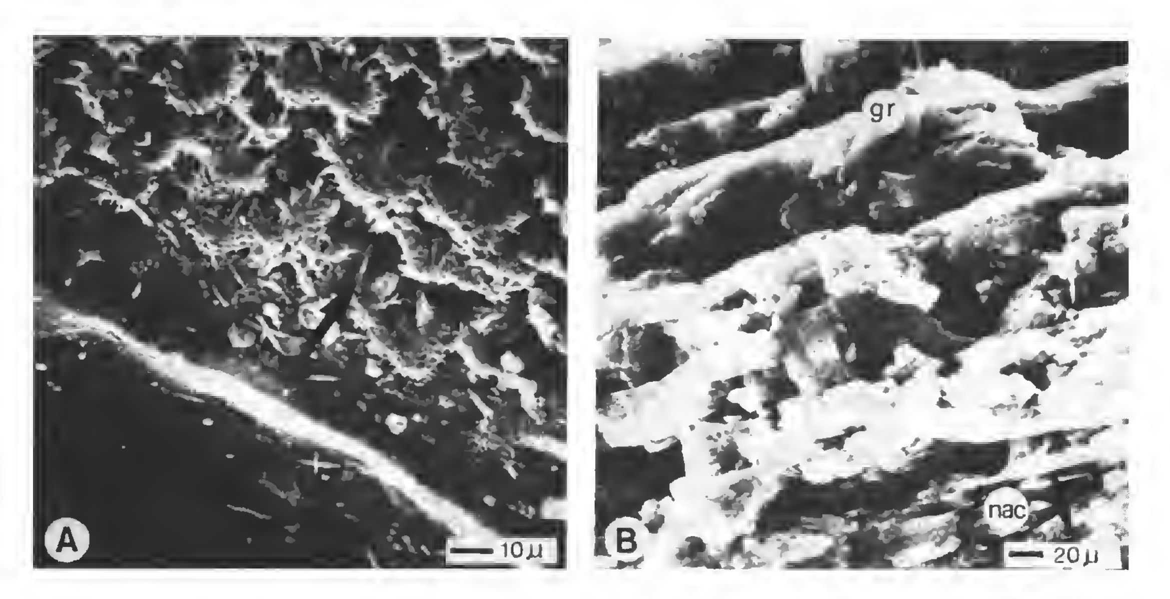


FIG. 20. — Modifications de la couche sphérulitique du siphon : A, coupe dorso-ventrale : les couches sphérulitiques prismatique et semi-prismatique s'amincissent à l'extrémité dorsale (la flèche indique le sens de l'enroulement) (Sp. 15 ; 600 × ; 30 KV) ; B, coupe transversale (vue dorsale) : aspect de nacre grossière (la flèche indique la cavité siphonale) (Sp. 8 ; 240 × ; 20 KV).
gr : couche sphérulitique prismatique ; nac : nacre.

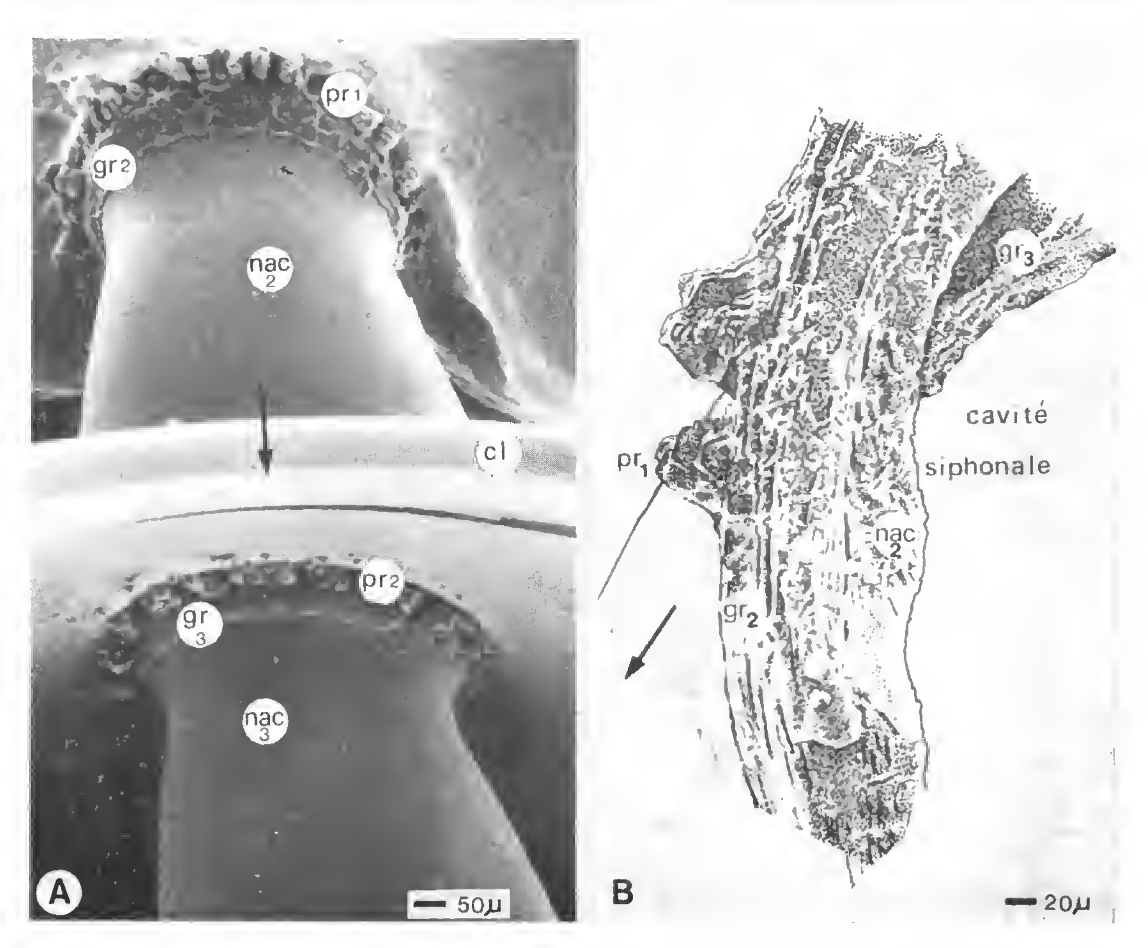


Fig. 21. — Tube siphonal : A, vue dorso-ventrale de deux cols septaux successifs (Sp. 2 ; 85 × ; 20 KV) ; B, coupe transversale partielle du tube siphonal (Sp. 8 ; 200 ×).
pr 1 : couche semi-prismatique du col septal le plus ancien, 1 ; gr 2 : couche sphérulitique prismatique de l'anneau connectif 2 ; pr 2 : couche semi-prismatique du col septal 2 ; nac 2 : couche nacrée du col septal 2 ; gr 3 : couche sphérulitique prismatique de l'anneau connectif le plus récent, 3 ; cl : cloison. (La flèche indique le sens de l'enroulement.)

Conclusion

La couche semi-prismatique de la division inférieure du canal siphonal est extrêmement lacuneuse. Considérée comme semi-prismatique par H. Mutvei, cette couche ne ressemble guère aux couches semi-prismatiques de la paroi externe du test, qu'elles soient interne ou externe. L'adjonction du terme lacuneuse à la définition semi-prismatique suffit à les différencier et à les caractériser. Les prismes qui constituent cette couche siphonale sont beaucoup plus épais que ceux du test et sont formés de lamelles empilées. Leur morphologie est modifiée à l'extrémité ventrale de la division inférieure (vers la cloison).

Les prismes de cette couche sont différents de ceux de la couche équivalente du col septal du Nautile ; ces derniers sont composés de cristallites aciculaires verticaux de 0,2 μ de diamètre, alors que ceux de la Spirule ont une stratification horizontale prédominante sur toute leur hauteur. Toutefois, chez les deux organismes, l'élément de base est le granule, plus ou moins arrondi.

La couche nacrée externe de la division inférieure est identique à celle de la cloison.

La couche sphérulitique prismatique de la division supérieure du canal siphonal est très variable et diffère de celle des septes. L'étude au microscope électronique à balayage s'est révélée particulièrement fructueuse dans ce cas. Composée de lames et baguettes associées rayonnantes, cette couche est identique à celle du Nautile et n'a rien de granuleux, ainsi que le suggèrent les figurations de H. Mutvei. Elle est fragile et poreuse. Les prismes, disposés ou non radiairement, sont formés de cristallites allongés dont le grand axe est parallèle à celui du prisme.

V. PROTOCONQUE

Morphologie externe

Rarement conservée sur les spécimens de collection, la protoconque est assez fréquente sur les coquilles récoltées sur les plages. Globuleuse, plus volumineuse que la loge suivante à laquelle elle est reliée par une constriction plus prononcée que les autres, la protoconque peut se détacher très facilement. Son diamètre est de 1 mm environ. Certaines figurations la représentent prolongée par une pointe très fine : cette pointe n'a jamais été observée, même sur les spirules très bien conservées, et aucun indice ne permet d'affirmer l'existence de cet appendice.

Travaux antérieurs

Munier-Chalmas (1873) note que « chez les spirules et les ammonites, le siphon prend naissance dans l'ovisac, un peu avant la naissance de la première cloison. Il commence par un renflement en forme de cæcum, qui supporte dans son prolongement le prosiphon... Il prend naissance dans l'ovisac, en face du renflement siphonal sur lequel il vient se terminer, sans avoir de communication intérieure avec ce dernier... Il est formé par une membrane qui est simplement étalée, comme dans la *Spirula peroni*... ».

A. Naef (1922-1923) considère que la paroi de la protoconque est formée de deux couches : le périostracum externe et une couche interne prismatique groupant ostracum et hypostracum. La constriction entre la protoconque et la première loge est une cloison rudimentaire et correspond surtout à un épaississement de la couche externe du test. Le canal siphonal est constitué par une couche calcaire externe et par une couche organique interne ; il se termine en doigt de gant par une lame organique. Le prosiphon est également organique.

Les observations de H. Mutvei apportent peu de nouveauté par rapport à ces descriptions. Toutefois, il précise la structure des couches. La paroi est composée de deux couches semi-prismatiques ; le canal siphonal n'est représenté que par la division inférieure ou col

septal (couches nacrée et sphérulitique prismatique). L'extrémité du siphon et le prosiphon sont en conchyoline.

La première cloison est en réalité un épaississement du test, et ne comporte ni couche nacrée, ni couche sphérulitique prismatique.

Morphologie interne
(Fig. 23)

Le canal siphonal se termine par un cæcum en forme de cloche dont l'extrémité dorsale fermée est prolongée par un processus membraneux, le prosiphon. Celui-ci se fixe sur la paroi opposée de la protoconque sans se diviser.

La surface externe de la partie « ouverte » ventrale du cæcum présente un réseau dense de rides souples peu élevées. La zone plus étroite, le col, est nettement délimitée et les rides y sont moins nombreuses ; quelques larges bourrelets verticaux apparaissent.

L'extrémité fermée arrondie, striée, se détache facilement du canal siphonal ; elle se prolonge sans discontinuité apparente par le prosiphon, strié longitudinalement.

Microstructure

Test (fig. 22)

La surface externe de la protoconque est très peu ornementée ; seules quelques irrégularités coniques de faible hauteur la rendent rugueuse. L'épaisseur de la paroi est de 15 à

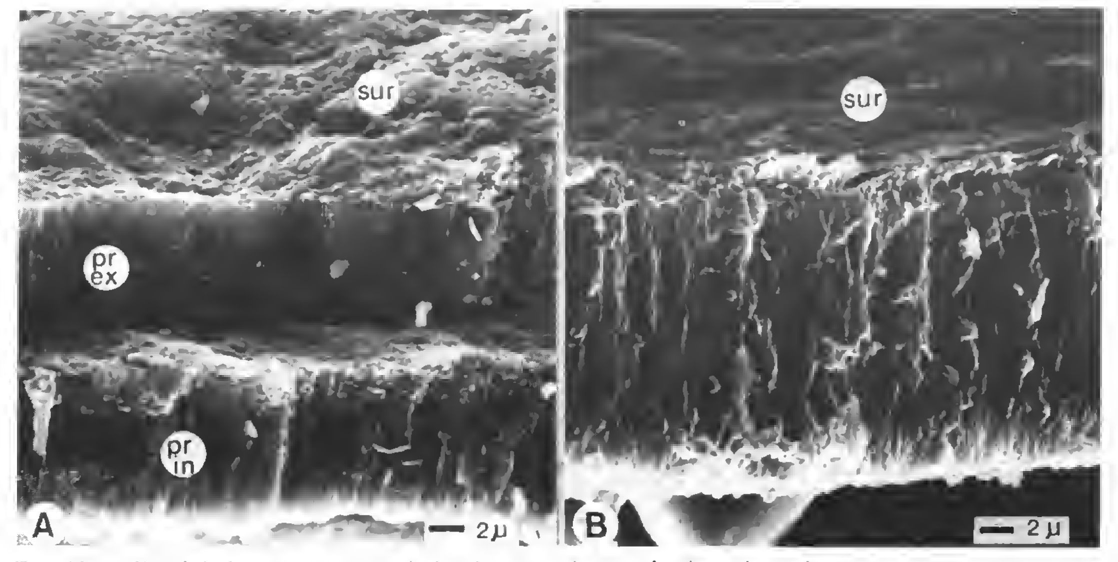


Fig. 22. — Paroi de la protoconque : A, les deux couches semi-prismatiques interne et externe sont nettement discontinues ; B, sur le même spécimen, les deux couches sont indistinctes (Sp. 21 ; 2400 × ; 30 KV).
pr in : couche semi-prismatique interne ; pr ex : couche semi-prismatique externe ; sur : surface externe.

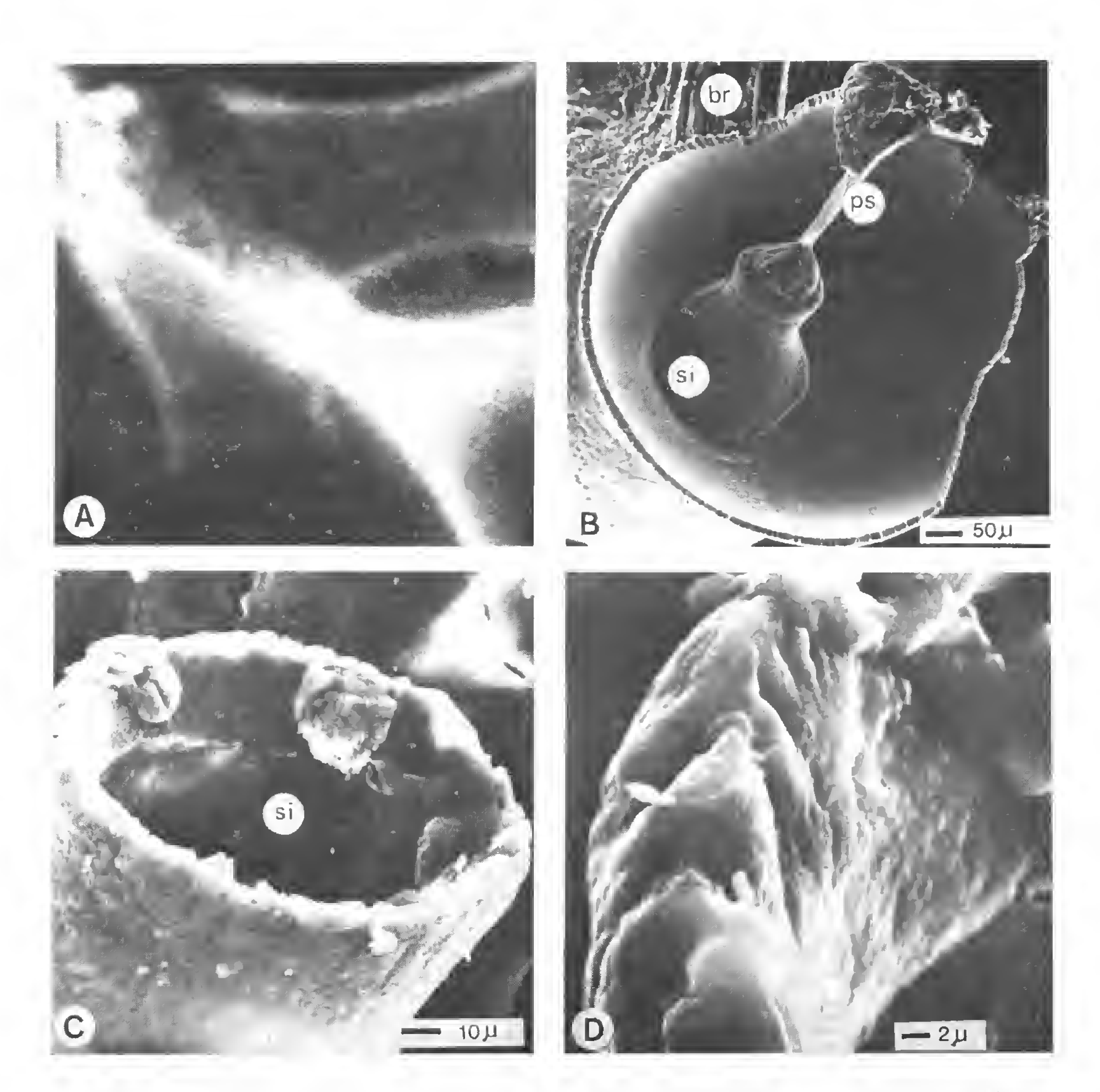


FIG. 23. — Morphologie du siphon de la protoconque : A, microradiographie : seule la partie calcaire est visible ; B, forme « en cloche » du cæcum ; le prosiphon membraneux est conservé (Sp. 4 ; 100 × ; 20 KV) ; C, partie basale du siphon, le chapeau de conchyoline a été détruit (Sp. 22 : 600 × ; 30 KV) ; D, détail de la précédente : paroi du tube siphonal (2100 ×).

20 μ, et sa structure varie sur un même spécimen. Localement on reconnaît une couche interne et une couche externe, celle-ci étant légèrement moins épaisse. Toutes deux sont prismatiques et leur structure ne diffère pas de celle de l'ensemble du test. La discontinuité entre les deux couches est très marquée puisqu'elle aboutit à la formation de gradins. Cette limite peut se résoudre à un trait à peine discernable, et disparaît même totalement ; cette évolution est progressive et se répète sur un individu. De telles variations ont été retrouvées sur plusieurs spécimens, sans localisation constante.

La surface interne est irrégulière et les sommets des prismes sont jointifs.

Canal siphonal (fig. 23)

Les microradiographies de la protoconque révèlent des différences de nature entre la base, le sommet du siphon et le prosiphon. Seule la base de la « cloche » imprime la pellicule, prosiphon et sommet étant traversés par les rayons X. Le prosiphon, ainsi que le sommet du tube siphonal sont en conchyoline, le col et la base de la « cloche » sont calcaires. Le fait que certaines structures soient composées de conchyoline ne permet pas de le traiter afin d'éliminer les matières organiques, puisque cela entraînerait leur destruction et une dissociation des éléments. La microstructure des zones calcaires n'a pu ainsi être observée en détail. Aucune denticulation, aucun pilier n'entoure la base du canal siphonal, lors de son passage à travers la « première cloison ». Cette « première cloison » est, comme l'avaient reconnu les auteurs précédents, un épaississement du test. Dès son origine, le tube siphonal est décentré et longe le côté postérieur (à faible rayon de courbure). Il conserve cette position dans toutes les loges suivantes.

Conclusion

La paroi de la protoconque est composée de deux couches semi-prismatiques qui fusionnent localement. Le tube siphonal est représenté par le col septal et débute par un chapeau de conchyoline. le prosiphon est également en conchyoline.

VI. COMPOSITIONS CHIMIQUE ET MINÉRALOGIQUE DE LA COQUILLE

Travaux antérieurs

La composition minéralogique des coquilles d'Ammonites, notamment du tube siphonal, est un sujet de controverse malgré des investigations toujours plus précises.

Grandjean (1910) est l'un des premiers à entreprendre une étude approfondie de la composition originelle du test des Ammonites. Ayant « laissé de côté, systématiquement, tous les terrains phosphatés où l'on pourrait croire à une épigénie », il constate la présence de phosphate de calcium dans le test, les cloisons et le tube siphonal. La détermination au microscope polarisant et les réactions colorées spécifiques sont les deux méthodes utilisées. Trueman (1920) considère que le tube siphonal est composé d'une membrane organique, et que la sécrétion de phosphate par l'organisme intervient postérieurement. Spath (1920)

signale n'avoir jamais obtenu la réaction spécifique des phosphates. REYMENT (1956) pense que le tube siphonal des Ammonites est composé de calcite et de phosphate de calcium. MUTVEI (1967) amorce la nouvelle tendance et suggère que le tube siphonal était en conchyoline et aragonite, sans phosphate originel. ERBEN et REID (1971), observent au M.E.B., sur une Ammonite très bien conservée, que le prosiphon est en matériel carbonaté identique au proseptum, et que le siphon est en conchyoline. SCHINDEWOLF (1920-1967) affirme à plusieurs reprises que la membrane siphonale est en conchyoline. ANDALIB (1972) observe de l'apatite dans le siphon d'Ammonites de provenances stratigraphiques et géographiques diverses. Cette composition diffère de celle du test et des cloisons.

Tous ces résultats ont été obtenus sur des fossiles très variés, grâce à des techniques plus ou moins précises ; ils n'ont pas permis la résolution du problème de la composition originelle du siphon des Ammonites.

L'un des arguments les plus importants des auteurs favorables à une origine diagénétique du phosphore est son absence chez les Céphalopodes actuels : mais on oublie généralement que le Nautile, formé de 99 % d'aragonite, contient des traces de phosphate de calcium.

De nombreux auteurs étudiant la microstructure du test ont négligé le problème de sa composition chimique ou minéralogique.

L'une des premières analyses a été effectuée par TUREK (1933) et a fourni les résultats suivants : H_2O : 1,81 % ; matières organiques : 4,52 % ; N : 0,625 % ; Ca : 37,06 % ; Mg : 0,041 % ; Fe : 0,0032 % ; P : 0,0079 % ; SIO_2 : 0,511 %. En faible quantité, le phosphore est présent : toutefois, la coquille a été analysée dans sa totalité et nous ignorons la localisation de cet élément.

Selon BOGGILD, la coquille de la Spirule est entièrement aragonitique. Les moyens d'investigation semblent être l'observation au microscope photonique. Le résultat est probablement déduit de la microstructure et n'est pas dû à une analyse.

Il en est de même pour GRÉGOIRE (1961) en ce qui concerne les cloisons.

ANDALIB (1972) signale que les cloisons et le tube siphonal de la Spirule sont composés d'aragonite (plus de 95 %) et d'apatite. Le test serait aragonitique.

RÉSULTATS ACTUELS

Réactions colorées

La présence d'aragonite dans la coquille de Spirule étant incontestable, seule la réaction phospho-molybdique a été utilisée. Bien que très sensible (0µgr 015, selon CAYEUX), cette réaction a été négative pour les diverses parties du test, cloison et siphon.

Observations optiques

De nombreux auteurs ont décrit les microstructures à partir de lames minces, et aucun n'a signalé d'apatite.

Diffraction X

L'une des difficultés d'utilisation des diffractomètres à rayons X est la quantité de

poudre nécessaire. Il est peu aisé de détacher et d'isoler avec certitude, en quantité suffisante, des fragments des différentes parties de la coquille. Nous avons noté, en effet, que la cloison se prolongeait à l'intérieur du test. Cette méthode ne sera pas utilisée ici, malgré ses avantages (détermination du minéral, et non de l'élément).

Microanalyse

Les microanalyses ont été effectuées sur les spécimens choisis pour l'observation des microstructures au M.E.B. L'adjonction du système ORTEC 6200 X ray multichannel analyser au M.E.B. 07 CAMECA a permis ces opérations.

Trois échantillons provenant de Spirules différentes, récoltées en Nouvelle Calédonie, ont été soumis à ce test, et les analyses (une douzaine) ont pu être parfaitement localisées.

La paroi externe, le tube siphonal et les cloisons contiennent du calcium, du phosphore et du strontium.

Sur un même individu, on ne remarque aucune évolution de composition selon la position de l'analyse (test ou cloison) et selon l'âge de la zone étudiée. Les quantités de phosphore changent selon les endroits, mais sans constance. En très faible quantité, il est toujours présent.

Conclusion

La présence de phosphate primaire chez la Spirule et le Nautile est un argument en faveur des hypothèses de Grandjean et Andalib. Il se peut que ce phosphate ait servi d'amorce à une fixation secondaire préférentielle lors d'une diagenèse.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Résultat d'une longue évolution, la coquille de la Spirule est très spécialisée et ne remplit qu'imparfaitement son rôle. En effet, les autres Céphalopodes, afin de maintenir leur corps en position horizontale, ont expérimenté diverses solutions (dépôts caméraux, rostre...). Il convient alors de comparer la coquille de la Spirule avec les autres coquilles des Céphalopodes et, plus généralement, des Mollusques. Cette comparaison peut intervenir sur deux plans :

— On peut tenter d'identifier les différentes couches des coquilles en fonction de leurs rapports de position, leur rôle dans l'architecture des tests, leurs zones épithéliales de sécrétion, leur mode de croissance...

— On peut également comparer les caractéristiques minéralogiques et microstructurales des éléments constitutifs de chaque type de couche (couches prismatique, nacrée...)

Les principaux travaux se sont surtout attachés à développer le premier point, et les principales hypothèses ont été résumées dans un tableau récapitulatif (p. 204). Si les équivalences établies entre la Spirule et le Nautile paraissent claires, il n'en est pas de même en ce qui concerne les Bélemnites et les Bivalves.

Comparaison Nautile-Spirule

Les éléments microstructuraux des différentes couches du Nautile et de la Spirule sont ici comparés selon leur situation dans les diverses parties des coquilles de ces deux organismes.

Composition

Principalement aragonitique (99 % pour le Nautile, 95 % pour la Spirule), les tests contiennent du phosphore, sous forme d'apatite. La présence de phosphore primaire dans ces coquilles n'implique pas son existence obligatoire chez les Ammonites, mais on ne peut certifier désormais qu'il y soit toujours et totalement secondaire.

Paroi externe

La paroi de la Spirule est formée de deux couches semi-prismatique. La taille et la morphologie des « prismes » sont compatibles avec celle des « fibres », terme utilisé pour d'autres groupes zoologiques. La couche externe responsable de l'ornementation, dépourvue de stries d'accroissement, se modifie sur la face antérieure de la zone « dorsale » en un bourrelet. Secondaire, elle semble sans équivalent chez le Nautile. La couche interne, primaire, représente probablement la couche semi-prismatique de la paroi externe du Nautile.

Cloison

Les cloisons de la Spirule possèdent trois couches minérales, semblables à celles du Nautile mais de localisation plus restreinte. Les couches sphérulitiques prismatiques de la Spirule et du Nautile ont des extensions et des structures différentes ; identiques dans les septes et les cols septaux du Nautile, elles diffèrent en ces mêmes lieux chez la Spirule : la microstructure en « nacre grossière » est beaucoup plus compacte, résistante et imperméable que celle du Nautile.

La nacre, de type II chez la Spirule, est de type I (type que l'on retrouve chez tous les autres Mollusques) chez le Nautile. La modification de structure est probablement en relation avec la finesse des cloisons de la Spirule. En effet, dans les deux cas, la nacre est un assemblage de lamelles formées de cristallites aciculaires, résultats de la fusion de granules. Seule la taille des éléments change. Les deux architectures sont imperméables et résistantes.

Les couches semi-prismatiques diffèrent dans leur localisation ; celle du Nautile se prolonge sur toute la cloison, alors que celle de la Spirule entoure le canal siphonal. Leur structure, semblable, est poreuse et fragile.

Tube siphonal

Holochoané chez la Spirule, le col septal du Nautile est beaucoup plus court.

Le col septal de la Spirule (division inférieure) possède une couche nacrée externe qui prolonge celle de la cloison, et une couche semi-prismatique interne et poreuse. Le col septal du Nautile comporte les couches sphérulitique prismatique, nacrée et semi-prismatique.

L'anneau connectif (division supérieure) de la Spirule contient seulement la couche

sphérulitique prismatique ; différente de celle des cloisons, elle est formée de lamelles rayonnantes non jointives ; cette couche est poreuse et fragile.

L'anneau connectif du Nautile ne possède pas de couche semi-prismatique. Les couches nacrées et sphérulitiques prismatiques sont semblables à celles de la cloison, et la seconde est identique à celle de l'anneau connectif de la Spirule. Toutes ces couches, différentes dans leur architecture, semblent être construites à partir d'un seul élément : le granule.

Intérêt des observations microstructurales pour une comparaison avec les autres Céphalopodes

Bien que l'intérêt porté aux structures mises en place dans les premiers stades du développement des Céphalopodes ait été très précoce et que les résultats acquis aient abouti à des interprétations désormais classiques, la terminologie utilisée à ce sujet n'en présente pas moins certaines ambiguïtés. Ainsi, l'emploi du terme protoconque pour désigner la première loge d'une coquille est courant, mais sa définition même varie. La protoconque des Céphalopodes est l'homologue de la coquille embryonnaire des autres Mollusques ; « sa partie apicale, séparée du reste de la coquille par le premier cloisonnement constitue la loge initiale » (E. Basse, *in* Piveteau, II, 1952 : 532).

Dans le cas des Ammonites, le terme « cloisonnement » est lui même ambigu, puisque les deux premières cloisons sont dites embryonnaires. La protoconque comporte alors la loge initiale et les « chambres » construites jusqu'au premier nacroseptum. Nous avons vu que la première « cloison » de la Spirule était une constriction du test ; la protoconque devrait alors inclure la loge initiale et la suivante.

Dans le langage courant, la protoconque est la première chambre habitée par l'animal, et on ne tient pas compte du cloisonnement. La protoconque de la Spirule correspond alors à la boule initiale.

Or, jusqu'à présent, les données microstructurales relatives aux coquilles de Céphalopodes n'ont pratiquement pas été utilisées dans la recherche des homologies entre les constituants des protoconques mises en place dans les divers taxons fossiles. Les stades précoces du développement des Céphalopodes actuels sont eux-mêmes très peu connus, et l'incertitude règne en ce qui concerne l'existence de stades larvaires. M. R. Clarke considère que la Spirule ne subit pas de métamorphose. La présence de métamorphoses est admise par Erben, Drushic et Khiami chez les Ammonites, et est reliée à la présence de la première varice ou « nepionic constriction ».

On peut penser qu'une meilleure connaissance du déroulement des stades initiaux de l'ontogenèse des formes actuelles permettrait de déterminer une corrélation entre les phases successives du développement des parties molles et la mise en place des diverses couches constituant les tests embryonnaire et juvénile.

Il est clair que seule une étude de ce genre, dans laquelle doivent naturellement être pris en compte les divers paramètres d'ordre écologique intervenant au cours de la croissance, peut fournir la base de l'interprétation des structures correspondantes chez les Céphalopodes fossiles. Chez ces derniers, l'interprétation doit également intégrer les phénomènes diagénétiques ayant affecté les tests. Toute précision apportée à la connaissance du développement initial est de nature à améliorer notre représentation des rapports entre les différents groupes taxinomiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDALIB, F., 1972. — Mineralogy and preservation of siphuncles in Jurassic Cephalopods. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, **140** : 33-48.

APPELLOF, A., 1893. — Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus* studien über den Bau und das Wachstum. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, Stockholm, **25** (7) : 1-106.

BARSKOV, I. S., 1972. — Microstructure of the skeletal layers of Belemnites compared with external shell layers of other Mollusks. *Paleont. J.*, Washington, **4** : 492-500.

— 1973. — Microstructure of the skeletal layers of *Sepia* and *Spirula* compared with the shell layers of other mollusks. *Paleont. J.*, Washington, **3** : 285-294.

BASSE, E., 1952. — Cephalopodes, Nautiloides, Ammonoidea. *In* : J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, II, Masson, Paris : 522-688.

BASSOT, J. M., et M. MARTOJA, 1966. — Histologie et fonction du siphon chez le Nautile. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **263** : 980-982.

BIGNOT, G., 1974. — L'observation des tissus minéralisés au microscope électronique à balayage (MEB). I. — Les coquilles de Lamellibranches actuels. *Trav. Lab. Micropaléont.*, **3** : 87-116.

BØGGILD, O. B., 1930. — The shell structure of the mollusks. *Kgl. danske Vidensk. Selsk. Skr. nat. og mat.*, Copenhague, 9, II (2) : 231-326.

BRUUN, A. F., 1943. — The biology of *Spirula spirula* (L.). *Dana Rep.*, Copenhague, **4** (24) : 2-42.

CAYEUX, L., 1916. — Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaires. *Mém. Carte géol. Fr.*, 524 p.

CHUN, C., 1910. — *Spirula australis* Lam. *Ber. K. sächs. Ges. Wiss. Mat. Phys. Kl.*, Leipzig, 62 p.

CLARKE, M. R., 1969. — Cephalopoda collected on the SOND Cruise. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49** : 961-976.

— 1970. — Growth and development of *Spirula spirula*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50** : 53-64.

DENIS, A., 1972. — Essai sur la microstructure du test de Lamellibranches. Thèse doct. 3e cycle, Paris Sud (inédite), 89 p.

DENTON, E. J., et J. B. GILPIN-BROWN, 1971. — Further observations on the buoyancy of *Spirula*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **51** : 363-373.

ERBEN, H. K., 1972. — Über die Bildung und das Wachstum von Perlmutt. *Biomineralization*, Mainz, **4** : 16-36.

ERBEN, H. K., G. FLAJS, et A. SIEHL, 1969. — Die frühontogenetische entwicklung der schalenstruktur ectocochleater cephalopoden. *Paleontographica*, Stuttgart, Abt A, **132** : 1-54.

ERBEN, H. K., et R. E. H. REID, 1971. — Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. *Biomineralization*, Mainz, **3** : 22-31.

FRIEDMAN, G. M., 1959. — Identification of carbonate minerals by staining methods. *J. sedim. Petrol.*, Tulsa, **29** (1) : 87-97.

GRANDJEAN, F., 1910. — Siphon des Ammonites et des Bélemnites. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., X : 496-519.

GRÉGOIRE, C., 1961. — Sur la structure de la nacre septale des *Spirulidae*, étudiée au microscope électronique. *Archs Int. Physiol. Biochim.*, Liège, **69** (3) : 374-377.

Lowenstam, H. A., 1954. — Factors affecting aragonite — calcite ratio in carbonate secreting by marine organisms. *J. Geol.*, Chicago, **62** : 284-322.

Munier-Chalmas, M., 1873. — Sur le développement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologiques des Ammonites avec les Spirules. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **77** : 1557-1559.

Mutvei, H., 1964. — Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda, with description of the minute shell structure of Belemnoids. *Stockh. Contr. Geol.*, Stockholm, **11** (4) : 79-102.

— 1964. — On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non cephalopods molluscs. *Ark. Zool.*, Uppsala, **16** (14) : 221-278.

— 1970. — Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers. *Biomineralization*, Mainz, **2** : 48-61.

— 1972. — Ultrastructural studies on cephalopod shells ; part 1 : the septa and siphonal tube in *Nautilus*. *Bull. geol. Instn Univ. Uppsala*, Uppsala, NS, **3** (8) : 237-261.

Naef, A., 1922. — Die fossilen Tintenfische. Carl Ficher, Jena, 322 p.

Reyment, R. A., 1959. — Notes on the internal structures of some Jurassic and Cretaceous ammonites. *Acta Univ. Stockholm geol.*, Stockholm, **5** (2) : 19-39.

Reyment, R. A., et O. R. Eckstrand, 1957. — X-ray determination of some cephalopod shells. *Stockh. Contr. Geol.*, Stockholm, **1** (5) : 91-96.

Roger, J., 1952. — Sous classe des *Dibranchiata* Owen, 1836. *In* : J. Piveteau, Traité de Paléontologie, II, Masson, Paris : 689-755.

Shimanskij, V. N., 1961. — *Spirula* et *Nautilus* au point de vue paléontologique (en russe). *Trudy mosk. Obs. Ich. ispyt. Prir.*, **36** (3) : 148.

Trueman, A. E., 1920. — The ammonite siphuncle. *Geol. Mag.*, Londres, **57** : 26.

Turek, R., 1933. — Chemisch-analytische Untersuchungen an Molluskenschalen. *Arch. Naturgesch.*, Leipzig, **2**.

Westermann, G., 1971. — Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. *Contr. Life Sci. Div. R. Ont. Mus.*, **78** : 1-39.

Wise, S. W., 1970. — Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in Pelecypods, Gastropods and Cephalopods. *Eclog. geol. Helv.*, Lausanne, 63/3 : 775-797.

Zakharov, Yu. D., 1971. — Some features of the development of the hydrostatic apparatus in early Mesozoic ammonoids. *J. Paleont.*, Washington, **5** (1) : 24-33.

Manuscrit déposé le 21 juillet 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 382, mai-juin 1976,
Sciences de la Terre 54 : 197-238.

Achevé d'imprimer le 30 juillet 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.